

Beiträge zur Biologie spanischer Ameisen

VON

WILHELM GOETSCH.

Breslau.

- A. EINLEITUNG.
- B. MATERIAL UND FUNDORTE.
- C. BEOBACHTUNGEN UND VERSUCHE.
 - 1. Biogeographische Bemerkungen.
 - 2. Biotope der Costa Brava.
 - 3. Biotope von Barcelona und Umgebung.
 - 4. Ausbreitung von *Iridomyrmex humilis*.
 - 5. Arbeitsaufnahme und Arbeitsteilung.
 - 6. Riesen und Zwerge bei Arbeitern, Weibchen und Männchen.
 - 7. «Ersatz-Weibchen» bei Ameisen.
 - 8. *Messor* und *Aphaenogaster* als «Blattschneider».
 - 9. Ähnlichkeiten zwischen Ameisen-Gattungen.
 - 10. Eigenartige «Gastverhältnisse».
- D. ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE.
- E. RESUMEN.
- F. LITERATUR.

A. EINLEITUNG.

Es war mir eine grosse Freude, bei der Eröffnung des Spanischen Entomologischen Instituts Vorträge halten zu dürfen, und so in Madrid und später in Barcelona von Versuchen berichten zu können, die in Spanien ihren Anfang genommen hatten. Gab mir doch ein Aufenthalt an der Küste des Mittelmeeres und in Palma de Mallorca erstmalig Gelegenheit, in grösserem Masstabe Untersuchungen über die Zusammenarbeit im Ameisen- und Termiten-Staat durchzuführen, Untersuchungen, die in den folgenden Jahren dann an verschiedenen Stellen fortgesetzt wurden und schliesslich zu einer «Vergleichenden Biologie der Insekten-Staaten» führten (Goetsch 1940). Seit Erscheinen dieses Werkes sind bereits wieder einige neue Ergebnisse erzielt worden, und gerade die Reise nach Spanien konnte manche der schwebenden Fragen ihrer Erklärung nahe bringen. War es mir doch

möglich, die Ameisen des Madrider Entomologischen Instituts durchzusehen, an verschiedenen Stellen neues Material zu sammeln und schliesslich in Blanes im «Jardín Botánico» von Herrn Carlos Faust biologische Experimente durchzuführen. Ueber Ergebnisse, die damit erreicht wurden oder einen gewissen Abschluss fanden, soll hier berichtet werden.

B. GESAMMELTES MATERIAL.

Von einer Aufzählung des gesammelten Materials muss abgesehen werden, da es vorläufig nicht ausreicht, eine auch nur einigermaßen vollständige systematische Liste zusammenzustellen. Weil jedoch über die Ameisen-Fauna Spaniens noch verhältnismässig wenig bekannt ist, und daher auch kleinere unvollkommene Beiträge vielleicht für spätere Forschungen wichtig zu werden vermögen, sei hier eine kurze Uebersicht über Formen wiedergegeben, die ich bei meinen verschiedenen Reisen in den Jahren 1928, 1931, 1933 und 1942 sammelte, sowie neue Fundorte, die ich ermitteln konnte. Berücksichtigt wurden endlich auch Sammlungen meiner Mitarbeiter Prof. Dr. Stammer und Dr. Hellmich.

SPANISCHE AMEISEN

Ponerinae:

Ponera coarctata Latr. Mallorca, Blanes.

Ponera eduardi For. Mallorca, Blanes.

Anochetes sedilotti Em. Algeciras [Tunis].

Anochetes ghiliani Spin. Algeciras [Marokko].

Dorylinae:

Thyphlopone fulvus Westw. Marokko (♀ Andalusien).

Dolichoderinae:

Tapinoma erraticum Latr. (versch. Varietäten). Ciudad Real, Madrid, Aranjuez, Toledo, Barcelona, Blanes, S'Agaró, San Feliu, Lloret, Montserrat, Guadalajara, Granada, Sevilla, (Xauen).

Bothriomyrmex meridionalis Rog. Algeciras, Andalusien.
Iridomyrmex humilis Mayr. Barcelona, S'Agaró, San Felú.

Myrmicinae:

Myrmica rubra Latr. Ciudad Real, Guisando (1000 m).
Myrmica scabrionodis Nyl. Ciudad Real, Baños de Ribas, Ter-Tal.
Myrmica laevinodis Nyl. Ciudad Real, Covadonga (Asturien), Guadarrama.
Myrmica rolandi Bondr. Mallorca, S'Agaró.
Leptothorax tuberum Fab. Madrid.
Monomorium pharaonis L. Madrid, Barcelona.
Monomorium salomonis (versch. Var.). Mallorca, Barcelona, Blanes.
Aphaenogaster (Attomyrma) subterranea Latr. Andalusien.
Aphaenogaster (Attomyrma) testaceo-pilosa Luc. (versch. Var.). Madrid, Aranjuez, Toledo, Guadalajara, Monasterio de Piedra, Ciudad Real, Barcelona, Blanes, S'Agaró, Lloret, Córdoba, Sevilla, Itálica (Xauen).
Aphaenogaster (Attomyrma) gibbosa Latr. Escorial, Sevilla.
Solenopsis fugax Latr. Sevilla, Mallorca, Blanes, Monasterio de Piedra, Barcelona (Marokko).
Tetramorium caespitum L. (versch. Subsp. u. Var.). Mallorca, Madrid, Aranjuez, Toledo, Barcelona, Blanes, Lloret, S'Agaró, Montserrat, Ribas, Ripoll, Tal des Ter und Fresser, Albarracín, Monasterio de Piedra, Algeciras.
Pheidole pallidula Nyl. (versch. Var.) Mallorca, Aranjuez, Madrid, Barcelona, Blanes, S'Agaró, Palamós, Sevilla, Córdoba, Ripoll (Marokko).
Messor barbarus L. (versch. Var.) Blanes, S'Agaró, Barcelona, Andalusien.
Messor instabilis var. *bouvieri* Bondr. (u. a. Var.) Mallorca, Málaga, Córdoba, Sevilla, Itálica, Madrid, Aranjuez, Barcelona, Blanes, Lloret, S'Agaró, Palamós (Tetuán, Xauen).
Messor structor Latr. Madrid, Mallorca, Barcelona, Valencia, Ciudad Real, Ciudad Rodrigo, Blanes, S'Agaró, Lloret, Córdoba, Sevilla.
Cremastogaster scutellaris Ol. Mallorca, Ciudad Rodrigo, Chinchón, Blanes, Lloret, S'Agaró (Marokko).

Cremastogaster sordidula Nyl. Blanes, Guadalajara, Monasterio de Piedra.

Cremastogaster auberti (versch. Var.) Madrid, Aranjuez, Blanes, Lloret (Marokko).

Formicinae:

Plagiolepis pygmaea Latr. Ciudad Real, Sevilla, Barcelona, Blanes, Lloret, Guadalajara, S'Agaró, Mallorca.

Acantholepis frauenfeldi var. *nigra* Em. Mallorca.

Myrmecocystus albicans Rog. Andalusien, Madrid.

Myrmecocystus viaticus F. Granada, Andalusien.

Lasius niger L. Mallorca, Madrid, Aranjuez, Toledo, Blanes, S'Agaró, Ribas, Tal des Ter und Fresser.

Lasius alienus Foerst. Madrid, Mallorca, Blanes, Lloret, S'Agaró.

Lasius emarginatus Ol. Barcelona, Andalusien, Blanes, Lloret, S'Agaró.

Lasius brunneus Latr. Blanes, S'Agaró, Lloret, Madrid.

Lasius flavus Fabr. Spanien (ohne Fundort), S'Agaró (?), Pyrenäen.

Lasius mixtus Nyl. Spanien (ohne Fundort).

Lasius fuliginosus Latr. Pyrenäen.

Camponotus ligniperda Latr. Guadarrama, Pyrenäen.

Lasius cruentata Latr. Madrid, Gerona, Ciudad Real.

Camponotus vagus Scopoll. Blanes.

Camponotus (Tanaemyrmex) aethiops Latr. Blanes, S'Agaró, Barcelona, Madrid, Escorial, Alicante, Málaga, Monasterio de Piedra.

Camponotus (Myrmentoma) caryae Fitch. Blanes, Madrid.

Camponotus (Myrmentoma) sicheli Mayr. Mallorca, Blanes.

Camponotus (Orthonomyrmex) lateralis Ol. Mallorca, Montserrat, Madrid, Escorial, Ciudad Real (Marokko).

Camponotus (Colobopsis) truncatus Spin. Mallorca, Blanes, Lloret, S'Agaró.

Formica rufa L. Albarracín.

Formica truncorum var. *dusmeti* Em. Guadarrama, Blanes, Lloret, Barcelona (an Waldrändern).

Formica fusca L. Guadarrama, Escorial (nur im Bergland).

Formica fusca L. r. *glebaria* Nyl. Barcelona, Lloret, Blanes.

Formica gagates Latr. Escorial, Guadarrama, Blanes, Lloret.

Formica cinerea Mayr. Lloret, Blanes, S'Agaró (am Strand), Salamanca.

Formica rufibarbis Fabr. Madrid, Covadonga (Asturien), Pico de Peñalara, Córdoba, Barcelona, Blanes, Sevilla, Monasterio de Piedra (auf Lichtungen).

Formica nasuta Nyl. Ciudad Real.

Formica sanguinea Latr. Sierra de Moncayo (Zaragoza).

Polyergus rufescens Latr. Spanien (ohne Fundort).

Die einzelnen Abarten und Varietäten von verschiedenen Arten, insbesondere von *Messor*, *Camponotus* und *Formica*, sind noch unsicher.

C. BEOBACHTUNGEN UND VERSUCHE.

1) Biogeographische Bemerkungen.

Die Verbreitung der Ameisen geht in ähnlicher Weise vor sich wie die der Pflanzen (Goetsch 1933): Es werden Keime in grosser Fülle ausgestreut, die nur dann zur Entwicklung gelangen, wenn sie auf günstigen Boden fallen. In gleicher Weise kommen auch nur die Ameisen-Königinnen zu einem Staate, welche nach dem Hochzeitsfluge an Stellen geraten, wo sie sich einzugraben und ihre Lebensbedingungen zu finden vermögen. In Fortsetzung dieses Vergleichs kann man die Abspaltungen von Tochterkolonien, die gerade bei manchen spanischen Ameisen eine Rolle spielen, als Schösslinge aus Wurzeln, als Rizome oder dergleichen betrachten, die nur unter bestimmten Umständen möglich sind.

Bei Berücksichtigung solcher Verhältnisse wird es verständlich, dass man stets die Umwelt der Ameisen genauer berücksichtigen muss, wenn man ihre Biologie erfassen will. Deshalb sei auch hier, wie schon bei Betrachtung südamerikanischer und italienischer Ameisen (Goetsch 1933, 1936, 1937, 1939) den einzelnen Biotopen einige Worte gewidmet, in denen ich spanische Formiciden untersuchte. Dabei wird es nötig sein, oftmals die Verhältnisse von Süditalien mit denen Spaniens zu vergleichen, um Ähnlichkeiten und Verschiedenheiten herauszustellen, wie sie sich beispielsweise bei einer Betrachtung von Capri und Ischia auf der einen und Palma de Mallorca sowie Costa Brava auf der anderen Seite ergaben.

Allgemein gesehen, gehören die spanischen Ameisen der paläarktischen Fauna an. Jedoch macht sich bei ihnen wie auch in Süditalien

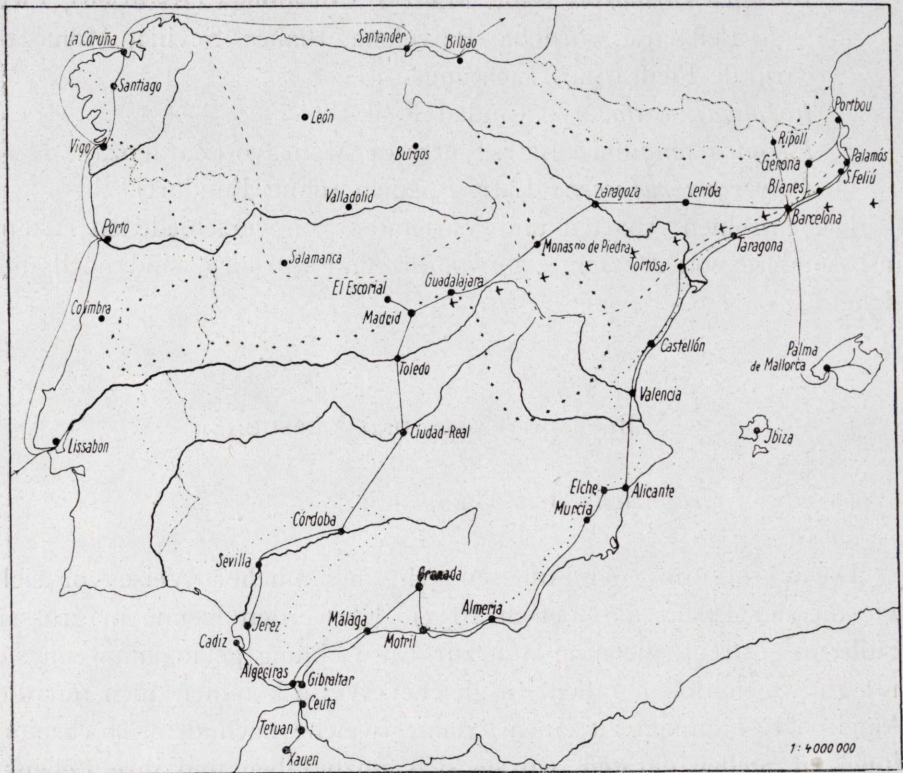


Abb. 1.—Karte der Iberischen Halbinsel. Die Reise-Wege zu Wasser und zu Lande sind durch ausgezogene feine Striche, die Luftreisen durch Symbole von Flugzeugen angedeutet. Von fast allen der eingezeichneten Ortsnamen liegen Material oder Beobachtungen vor. Angegeben sind ferner Verbreitungsgrenzen einiger Pflanzen, und zwar zunächst die Südgrenzen der Weiss-Tanne *Abies pectinata* (= Doppelpunkte), die fast nur in den Pyrenäen vorkommt, und der Rot-Buche *Fagus silvatica* (= Strich-Linie), die bis in die Gegend von Madrid vorstösst. Weiter sind eingezeichnet die Nordgrenzen des Oelbaumes *Olea europaea* (= kleine Kreuze) und der Agrumen (Orange, Zitrone u. a. m.) (= feine Punkte). Die nicht eingezeichnete nördliche Grenze der Dattelpalme verläuft an der spanischen Süd- und Ostküste etwas südlicher als die der Agrumen und endet etwas unterhalb von Tortosa. Zwischen Barcelona und den Hochpyrenäen laufen die eingezeichneten Verbreitungsgrenzen zusammen; im Einklang damit ergab sich dort auf der Linie Barcelona-Ripoll ein Querschnitt durch die Ameisen-Fauna.

der Einstrom afrikanischer Formen geltend, wie z. B. der grossen *Messor*- sowie *Aphaenogaster*-Arten (*Messor barbarus* L., *Aphaenogaster testaceo-pilosa* Luc.), die in Italien höchstens bis zum Golf von Neapel vordringen, in Sizilien dagegen schon recht häufig

angetroffen werden. In Nord-Marokko (Tetuán, Xauen) sind z. B. *Aphaenogaster*-Arten sehr häufig, und ebenso in Sevilla, wo sie grosse Bauten aufführen. In Mallorca und an der Costa Brava treten sie dagegen zurück, und bevorzugen warme Stellen; so waren sie z. B. am häufigsten zu finden im afrikanischen Teile des Botanischen Gartens in Blanes, d. h. an den Stellen, wo auch afrikanische Pflanzen gut gedeihen, so wie an den stark besonnten Felsen am Strande von Lloret.

Die enge Verbindung, die zwischen Südspanien und Nordafrika besteht, liess jedoch über Gibraltar und Algeciras auch *Myrmecocystus albicans* Rog. und *Myrm. viaticus* F. nach Andalusien und weiter vor wandern. Aber auch *Anochetes sedilotti* Em. und *Anoch. ghiliani* Spin., in Tunis und Marokko heimisch, sind von Algeciras bekannt, und scheinen sich weiter in Andalusien verbreitet zu haben, die einzigen europäischen Vertreter der Tribus der *Odontomachini* (Sub Fam. *Ponerinae*). Von den zu derselben Subfam. gehörenden *Amblyoponini* gibt es vermutlich auch *Stigmatomma denticulatum* Rog. hier wie in Italien, Lybien und Tanger (Emery 1911), und ebenso von den *Proceratini* *Sysphincta europaea* For. (in Andalusien). Die *Ponerini* selbst, die ja bis Nordeuropa gefunden werden, sind in Spanien vertreten durch *Ponera coarctata* Latr. und *Pon. eduardi* For., die ich auch an der Costa Brava fand.

Die Dorylinen, welche in Nordafrika schon Vertreter haben (z. B. ist *Typhlopone fulvus* Westwood in der Madrider Sammlung Escalera mit dem Fundort «Marokko» reichlich vorhanden), haben in Spanien selbst allem Anschein nach nicht Fuss gefasst, obwohl einzelne der riesigen eigenartigen Weibchen auch schon in Andalusien gefunden wurden (Sammlung Madrid).

Bei der Gleichheit der Lebensbedingungen, die nördlich und südlich der Strasse von Gibraltar zu herrschen scheinen, mutet dies vielleicht ein wenig sonderbar an; die Durchsicht der Sammlung marokkanischer Ameisen von Escalera im Instituto Español de Entomología in Madrid zeigte mir indessen, dass dieser Fall nicht vereinzelt ist. Eine grosse Zahl Körnersammler (*Messor*) sowie Vertreter der Gattung *Camponotus Aphaenogaster* u. a. m. sind afrikanisch geblieben und nicht nach Europa vorgedrungen. Vermutlich handelt es sich dabei um süd- oder mittel-afrikanische Formen, die gerade noch an günstigen Stellen von Marokko ihr Existenzminimum finden, im europäischen Spanien aber nicht mehr. Manche afrikanische Ameisen, die in Spanien Bürgerrechte erwarben, breiten sich verhältnismässig weit nach

Norden aus: So findet sich *Myrmecocystus albicans* sowie *Aphaenogaster testaceo-pilosa*, die übrigens auch auf den Canarischen Inseln vorkommt, noch auf der Hochebene; ich sammelte sie nicht nur in Sevilla, Barcelona sowie an der Costa Brava, sondern auch in Guadalaraja, Aranjuez sowie in der Ciudad Universitaria von Madrid. Sie treffen sich dort mit nordischen Formen, wie *Lasius niger* L., *Lasius brunneus* Latr., *Leptothorax tuberum* Fab., *Formica fusca* L. (Escorial [1000 m] Guadarrama), *Formica rufa* L. (Albarracín), *Camponotus ligniperda* (Guadarrama), den mitteleuropäischen *Tetramorium caespitum* L., *Formica sanguinea* Latr., *Formica gagates* Latr., sowie endlich den mediterranen *Pheidole pallidula* Nyl., *Camponotus aethiops* Latr., *Camp. caryae* Fitch., *Camponotus lateralis* Ol., die ich alle selbst bei Madrid, Aranjuez und Toledo sammeln oder im Instituto Español de Entomología feststellen konnte.

Cremastogaster sordidula Nyl. sowie *Crem. auberti* scheinen nach meinen Beobachtungen auf der Hochebene von Madrid sehr häufig zu sein (Aranjuez, Ciudad Universitaria), häufiger wenigstens als *Crem. scutellaris* Ol., die ich selbst, vielleicht allerdings auch nur wegen der kühlen Tage des März 1942, dort nicht fand. In Chinchón ist sie dagegen von Dusmet gesammelt worden.

Aus Ciudad Real (Pozuelo de Calatrava) lag in der Madrider Sammlung grösseres Material vor. Es enthielt *Myrmica rubra* Latr. und *Myrmica laevinodis* Nyl. als nordische Formen, *Tetramorium caespitum* L., *Tapinoma erraticum* Latr., *Plagiolepis pygmaea* Latr. als mitteleuropäische, und *Camponotus cruentata* Latr., *Formica nasuta* Nyl., *Messor structor* Latr., *Cremastogaster scutellaris* Ol., *Crem. auberti*, *Crem. sordidula* Nyl. als südliche Vertreter, also wiederum eine Mischung in ähnlicher Weise wie ich sie in Madrid, sowie auch an anderen Stellen fand. In Sevilla überwog dabei der Süden (*Aphaenogaster*, *Messor*, *Pheidole*, *Plagiolepis*, sowie südliche *Formica*-Arten wie *Form. rufibarbis* Fabr.), und ähnliches gilt für Mallorca. Dort fehlen allerdings die Spezies der Gattung *Formica*, wie schon Eidmann feststellte (1926). Er suchte dafür auch eine Erklärung: die meisten *Formica*-Arten gründen abhängig, d. h. sie benötigen dazu eine Hilfsameise. Ihr Lebensraum ist damit weit komplizierter als der von Ameisen, welche selbständig zu gründen vermögen; erst wenn die Hilfsameisen schon soweit verbreitet sind, dass verwehte Einzel-Weibchen eine gewisse «Chance» haben auf sie zu treffen, ist eine Festsetzung möglich. So fehlen z. B. die *Formica*-Arten auch auf Helgoland (Caspers 1942), und auf den Inseln Capri und Ischia sind

Vertreter der abhängig gründenden *Formica*-Arten ebenfalls nicht zu finden, sondern nur *Formica cinerea* Mayr., die aber als Wirt-Ameise für eine unselbständige Gründung nicht in Betracht kommt. Sie findet sich übrigens als Liebhaberin sandigen Geländes in Capri weit seltener als in Ischia. Eigenartig ist es, dass im Gegensatz dazu *Acantholepis frauenfeldi* var. *nigra* Em. Inseln zu bevorzugen scheint: Diese Ameise ist in Capri ausserordentlich häufig, und verbreitet sich nach meinen Beobachtungen jetzt auch immer mehr auf Ischia. In Mallorca kommt sie ebenfalls vor: ich fand sie dagegen trotz Suchens weder bei Barcelona oder an der Costa Brava noch auf dem Festland von Neapel, obgleich die Lebensbedingungen (besonnte Steine) hier wie dort günstig sind.

Mit der Ameisen-Fauna von Mallorca, die Eidmann (1926) und vor ihm Lomnicki (1925) zusammenstellte, stimmt sonst in weitem Masse überein die Sammlung, die ich im März und April 1942 sowie bereits schon vorher im Frühjahr 1928 und 1933 in der engeren und weiteren Umgebung von Barcelona und endlich in der Provinz Girona zwischen Blanes und Palamós zusammenstellen konnte. Sie soll im Folgenden biogeographisch etwas gegliedert werden.

2) *Biotope der Costa Brava.*

Die Litoralzone, der wir uns zunächst zuwenden wollen, war früher noch charakterisiert durch die Anwesenheit der einzigen europäischen Palme, *Chamaerops humilis* (Costa 1877), die jetzt allerdings südlich von Barcelona ihr Ende erreicht, vermutlich ausgerottet durch die Menschen. Dass sie aber noch nördlich gut zu gedeihen vermag, zeigt eine Gruppe im Botanischen Garten in Blanes, wo sie ungestört gelassen wurde und so Stämme von 2-2,5 m und darüber erreicht, ein Anblick, den man weder in Südspanien noch in Nord-Marokko finden wird.

In dieser Litoralzone ergeben sich besonders an der Costa Brava eine Anzahl gut unterscheidbarer Biotope, deren Grenzen sich natürlich oft überschneiden. Wie in Capri habe ich mich auch hier bemüht, einen Idealfall zu finden, der so typisch ist wie dort der Monte Touro oder Télégrafo (Goetsch 1937). Dies glückte mir indessen nicht, so dass ich mich darauf beschränken muss, den für Blanes so typischen Bergrücken von San Juan als Beispiel zu nehmen und auf ihn die einzelnen Biotopschichten gleichsam zu projizieren. Vermutlich traten sie dort früher auch wirklich so auf, ehe die Bebauung und

Bepflanzung einsetzte, und jetzt in dem wunderschönen Botanischen Garten des Herrn Carlos Faust ihre Krönung erfährt, der die östliche auf dem Bilde nicht sichtbare Flanke des Rückens einnimmt (Abb. 2). Vom Meere nach oben aufsteigend finden wir zunächst den Strand, der, meist als mehr oder weniger breiter Sandstreifen, für die Ameisen den Biotop «Sandwüste» darstellt. Die Flora ist gering und beschränkt sich auf einige Grasbüsche, *Asphodelus*-Stauden und dergleichen. Hier ist das Gebiet, wo gelegentlich die grossen Körnersammler (*Messor barbarus* L.) gefunden werden, die allerdings auch

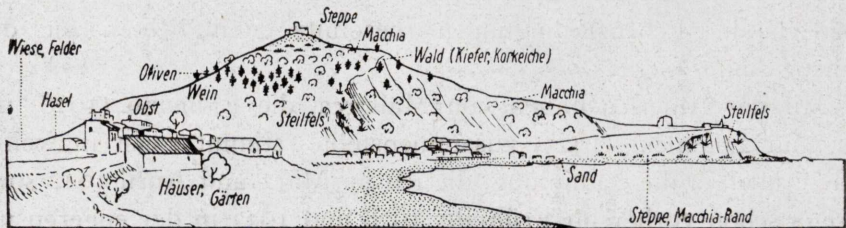


Abb. 2 a.



Abb. 2 b.

Abb. 2.—San José bei Blanes, als Beispiel für einige Biotope der Costa Brava (a), mit den dort typischen Ameisen (b).

nur sehr warme Buchten besiedeln, und lediglich so weit, als sie vom Meere nicht überflutet werden. Ich betone dies deshalb, weil *Iridomyrmex humilis* Mayr., wie wir noch sehen werden, auch versalzten Sand nicht scheut.

Die anschliessende Zone kann als «steppig» bezeichnet werden; sie wird gebildet von dem mehr oder weniger breiten Rand, welcher die beginnende Macchia umgibt. Die Zahl der Gewächse hat sich vermehrt; insbesondere ist dort schon *Inula viscosa* zu finden. Auch in diesem Gebiet gibt es noch grössere *Messor*; sie treffen sich dort mit den kleineren Varietäten von *Messor instabilis* F. Sm., welche z. T. schon der Macchia angehören. Die typische Ameise dieses steppigen Randstreifens aber ist *Tapinoma erraticum* Latr., die oft riesige

Nester bildet, und den Boden streckenweise ganz unterhöhlt. Ueberall finden wir dann im Frühjahr kleine Krater aufgeworfen, oft in ganzen Reihen, und ebenso überdeckte Galerien über viel begangenen Wegen. Denn *Tapinoma* ist sehr unstet; immer finden Umzüge statt, bei denen Tiere mit «Sack und Pack» auf der Reise sind, d. h. es wird die Brut mitgeschleppt, und auch einzelne Königinnen haben sich angeschlossen. Auf diese Weise entstehen dann leicht Tochterkolonien, die selbständig werden, wenn die Verbindung mit dem Hauptnest abreißt.

Die Macchia kann sich diesem Steppenstreifen auf verschiedene Weise anschliessen. Bei Steilküste folgen schroffe Felsen, die mit herrlich gelb blühendem Ginster (*Genista linifolia*) bestanden und von Stachelwinden (*Smilax aspera*) berankt sein können; auch haben sich an solchen Stellen meist Opuntien und Agaven eingefunden. Dies ist ein Gebiet, in welchem die langbeinigen *Aphaenogaster testaceo-pilosa* Luc. mit Vorliebe umhersteigen, um tote Insekten abzuschleppen, sowie auch Pflanzenteile, wie wir noch sehen werden.

Wo schroffe Felsen fehlen, geht die steppige Zwischenzone unmerklich in die eigentliche Macchia über. Die Sträucher werden umfangreicher, und können bis zur Grösse kleiner Bäumchen heranwachsen. Dies trifft z. B. zu für *Quercus coccifera* und verschiedene Ginster- (*Genista*-) Arten zu; auch der sogenannte spanische Ginster (*Spartium junceum*) wird recht gross, sowie die weissblühende *Erica arborea* und gelegentlich auch die Myrte (*Myrtus communis*). Als führend kann in der Macchia der Costa Brava *Ulex parviflora* bezeichnet werden; diese Pflanze kommt auf Kalk nicht vor und fehlt infolgedessen in der Macchia von Capri, die wiederum manche Gewächse aufweist, welche wir an dieser Stelle vermissen. Ich erwähne in erster Linie *Euphorbia dendroides*, die von Capri nicht wegzudenken ist; auch *Arbutus* und *Mastix* sowie die Pistacie geben der Macchia von Blanes lange nicht so das Gepräge wie in Capri, obgleich sie keineswegs fehlen. An wohlriechenden Pflanzen sind dann noch zu erwähnen der Rosmarin (*Rosmarinus officinalis*), Thymian sowie *Lavandula stoechas*; der echte Lavendel (*Lav. vera*) ist dagegen wieder kalkliebend und bevorzugt grössere Höhen. Kalkliebend ist von Blütenpflanzen weiterhin *Cistus albidus*; der in Blanes infolgedessen durch *Cistus salvifolius* und *monspeliensis* vertreten wird. Mit der Erwähnung der stacheligen gelbblühenden Leguminose *Calicotome spinosa* und *Daphne gnidium*, einem Kellerhals, sind wenigstens die wichtigsten Macchia-Pflanzen genannt.

Als Hauptameisen am Rande dieser Region sowie schon in der Steppe finden wir hier wie in Italien die kleineren Körnersammler, in Spanien hauptsächlich vertreten durch *Messor instabilis* var. *bouvieri* Bondr. Ihre Krater lassen sich im Frühjahr allenthalben an freieren Stellen der Macchia beobachten, oft so angelegt, dass sie Grasstauden überdecken. An den Zweigen der Macchia-Gewächse selbst bemerken wir *Lasius emarginatus* Ol. nach Blattläusen Ausschau halten; sie waren sämtliche recht klein im Verhältnis zu denen von Capri, und traten auch in geringerer Zahl auf. Ob der Kalkmangel dabei eine Rolle spielt, ist vorläufig nicht zu entscheiden. Unter Steinen finden wir dann gelegentlich *Ponera*-Arten (*Pon. eduardi* For. und *Pon. coarctata* var. *lucida* Em.), besonders da, wo Mulm auch Termiten anlockt. Jedenfalls traf ich sie in Capri und Ischia sowohl wie in Blanes und S'Agaró oft mit Termiten vereint (*Kaloterms flavicollis* Fab., *Reticulitermes lucifugus* Rossi). Eine solche Vergesellschaftung ist aber wohl nur durch Bevorzugung bestimmter günstiger Stellen bedingt; so traf ich am Abhang von San Juan unter einem in der Sonne liegenden Setein einmal *Reticulitermes*-Nymphen, *Messor bouvieri* sowie *Pheidole pallidula* und *Ponera coarctata*, die allem Anschein nach ihre Gebiete gegenseitig abgegrenzt hatten. Bei Aufheben des Steines wurden diese aber verwischt, und es begann ein wilder gegenseitiger Kampf.

Die Macchia geht meist unmerklich in dichteren Wald über; einzelne grössere Bäume sind gelegentlich auch dort eingesprengt, wo eigentlicher Wald fehlt. Es handelt sich meist um Kiefer-Arten (*Pinus halepensis*, *Pin. maritima*); aber auch die Pinie (*Pinus pinea*) tritt gelegentlich einzeln auf. Infolgedessen lassen sich manche Wald- und Macchia-Ameisen nicht genau abgrenzen. Dies gilt z. B. für die Verteilung der verschiedenen *Camponotus*-Arten, insbesondere die der *vagus* und *aethiops*-Gruppe, deren systematische Stellung oft noch recht wenig geklärt ist. Es tritt, besonders in höheren Lagen, gelegentlich auch *Camponotus ligniperda* Latr. auf, die mehr dem Waldgebiet der Sierras angehört. Diese *Camponotus* bauen meist unter Steinen; *Camp. aethiops* legt aber auch ganz ähnliche Krater an wie *Messor instabilis* F. Sm. Wenn die Blatt- und Schildläuse an Kiefern und Pinien sowie an Korkeichen, auftreten, sieht man die *Camponotus* eifrig die Stämme emporeilen, gelegentlich begleitet von *Colobopsis truncata* Spin., die sich, wie wir noch sehen werden, auch anderen Ameisen-Arten anschliesst.

Auch *Cremastogaster scutellaris* Ol. besucht Blattläuse; in ihr ha-

ben wir es aber schon ebenso wie bei *Lasius brunneus* Latr. mit einer richtigen Baum-Ameise zu tun, die ihre Bauten in den Stämmen selbst anlegt, und oft in grossen Gruppen bei ihrer dem Holz so schädlichen Herstellung der Nester beobachtet werden kann. Die Tiere kommen aus den Löchern heraus, mit einem Stückchen abgenagten Holzes in den Kiefern; dann laufen sie ein wenig aufwärts oder abwärts, erheben den Kopf und lassen die Holzteilchen fallen oder vom Winde verwehen. Da sie weiches Material bevorzugen, sind sie besonders in den Korkeichen sehr häufig, so dass man sie geradezu als Kork-Ameisen bezeichnet.

Der Korkeichenwald, der nur auf kalkfreiem Gesteinsboden gedeiht und daher in Capri fehlt, bildet ein Biotop ganz besonderer Art. Die weiche rissige Rinde lockt alle möglichen Käfer an, deren Larven zerstörend wirken; die so entstehenden Löcher sowie die abgehobene Rinde bietet dann wieder Eidechsen und Geckos Unterschlupf. Dies sieht man besonders an grossen Bäumen, an welchen der Kork wenig regelmässig geerntet wurde; in allgemeinen schält man einen Baum nach 40 Jahren zum ersten Mal, und dann immer wieder in 8-10 jährigen Abständen. Erst die dritte Ernte beginnt aber brauchbares Handelsmaterial zu liefern. Es ist verständlich, dass die Ware sehr leidet, wenn sie über und über von Löchern der *Cremastogaster scutellaris* besät ist, und tiefe Nesthöhlen und meterlange Gänge sie nach allen Richtungen durchsetzen; eine wirksame Bekämpfung der Schädlinge ist deshalb natürlich sehr erwünscht.

Weit weniger schädlich für den Kork ist eine andere sehr typische Ameise des Waldes, die man insbesondere auf Korkeichen trifft: *Camponotus (Colobopsis) truncata* Spin. Es handelt sich um kleine Staaten, die ebenfalls Gänge in Holz und Kork anlegen. Diese sind so eng, dass die schmalen Ameisen gerade hindurchkönnen und mit ihren etwas abgestutzten Köpfen die Eingänge zu verschliessen vermögen. Dies gilt besonders von den grössten Exemplaren, die als «Soldaten» bezeichnet werden; ihr Kopf ist besonders abgestutzt und wirkt wie ein richtiger Stöpsel als Verschluss. Indessen sind diese Soldaten keineswegs ausschliesslich als Nestverschluss tätig; sie laufen ebenfalls aussen umher und betätigen sich an der Brutpflege. Ueber das eigenartige Gastverhältnis, das zwischen *Colobopsis* und *Cremastogaster* besteht und von mir erstmalig in Blanes beobachtet werden konnte, soll in einem besonderen Abschnitt berichtet werden.

Nach der Spitze der Höhen zu nimmt der Wald ab; es schliesst sich wieder Macchia an, die in Steppe und Wüste übergeht. Da diese

Streifen meist nur schmal sind, treffen sich in ihm die Macchia-Steppen- und Wüsten- Ameisen auf engem Raum; und wenn die Spitzen der Hügel Burgen, Kirchen oder Kapellen tragen, dann gesellen sich noch die Ameisen dazu, welche menschliche Behausungen lieben: *Tetramorium caespitum* L., die in Blanes als Küchenbewohner gefunden wurde, sowie *Pheidole pallidula* Nyl., die kleine gelbe Ameise mit echter Soldatenkaste. Die Entstehung dieser Soldaten, sowie die Rassenbildung bei *Pheidole* wird später noch etwas ausführlicher zu behandeln sein.

Landeinwärts finden wir die natürliche Landschaft meist mehr verändert als an der Meeresküste. Wald und Macchia entsprechend tragen die Abhänge auf Kultur-Terrassen Weinstöcke und Oelbäume, denen sich Obstplantagen anschliessen, sowie die für Catalonien sehr charakteristischen Haselnuss-Plantagen, die ein ausgezeichnetes Speiseöl liefern. Die Macchia-Ameisen finden wir gelegentlich auch hier, insbesondere *Lasius emarginatus* Ol.; doch tritt *Messor structor* Latr. stärker hervor, die ganz so wie in Capri und Ischia, sowie in Norditalien und Dalmatien die Weinberge begleiten, ihnen sogar bis in das Wiener Becken folgend.

In den Obst- und Haselpflanzungen treffen wir dagegen schon mitteleuropäische Formen, wie *Formica gagates* Latr., und in den Niederungen, mit Gemüse- und Kartoffelfeldern, sowie auf den Wiesen an Flussläufen dominieren, neben *Formica fusca glebaria* Nyl., die nordeuropäischen *Lasius niger* L. Sogar Hügel von *Lasius flavus* Fabr. scheinen gelegentlich nicht zu fehlen. Eine Olive oder einen Feigenbaum, sowie eine vom Bauern vor seine Finca gepflanzte Palme gemahnen aber immer wieder daran, dass wir uns in einem Mittelmeerlande befinden; und solche südlichen Gewächse sind dann auch stets wieder Anziehungspunkt für südliche Ameisen.

3) *Biotope von Barcelona und Umgebung.*

In Barcelona und Umgebung konnte ich an verschiedenen Stellen sammeln, und fast alle bereits genannten Ameisen wiederfinden; oft sogar in der Stadt selbst oder ihrer unmittelbaren Nähe. Dies ist verständlich, wenn man bedenkt, dass für ein gründendes Ameisen-Weibchen eine Baustelle den Biotop «Wüste», ein Steingarten «Macchia», eine bewachsene Mauer oder auch eine Stierkampf-Arena den Biotop «Felsgelände», eine Promenade «Steppe» und ein Park

mit höheren Bäumen «Wald» bedeutet. Durch allerlei Abfälle in der Umgebung menschlicher Ansiedlungen, durch Bewässerung der Gärten und Besprengung der Strassen werden den jungen Staaten sogar gelegentlich ausserordentlich günstige Bedingungen geboten. Besonders sind Steingärten mit ihren oft flachen Platten, welche Wärme speichern und Feuchtigkeit halten, geradezu eine Zuchtanstalt der Ameisen, und tragen hier wie überall zu ihrer Verbreitung bei. Man kann infolgedessen in Barcelona manchmal Ameisen-Formen in Massen finden, die man weiter abseits vielleicht nur in kleineren Staaten antrifft; so z. B. *Messor* an Schutthaufen mit viel Unkraut, das dauernd Samen liefert, *Pheidole* in Mauern der Häuser, *Lasius emarginatus* Ol. in Gärten verschiedener Art. u. a. m. *Tapinoma* ist an Strassenrändern oft in unglaublich grossen Nestern zu finden.

Weit interessanter und aufschlussreicher als die Beobachtungen in nächster Nähe der Grosstadt waren. Exkursionen nach dem Montserrat sowie in die Pyrenäen. Der Montserrat ist ein Konglomerat von Nagelfluh- und Sandgesteins-Brocken; die verschiedene Herauswitterung liefert dann die eigenartigen Felspartien, die für diesen Berg so charakteristisch sind. Dort fanden sich neben *Tapinoma*, *Lasius emarginatus* Ol. und *Formica gagates* Latr. auch *Camponotus lateralis* Ol., der Kalkboden bevorzugt, hier wie meist mit *Cremastogaster scutellaris* Ol. vergesellschaftet.

Eine grössere Exkursion in die Vorberge der Pyrenäen konnte ich mit Herrn Professor Dr. Kupper, dem früheren Vorstand des Botanischen Gartens in München, und Herrn Dr. W. Marten, einem Entomologen aus Barcelona, Mitte April 1942 unternehmen. Sie führte etwa 110 km hinein in das Tal des Ter bis in die Umgebung von Ripoll (682 m) und in das Tal des Fresser bis zu den Baños de Ribas (etwa 750 m). Auf der Fahrt konnte man sehr schön zunächst die biologischen Veränderungen der Landschaft beobachten: von der Ebene bei Barcelona geht es in das Gelände der Tafelberge, dann auf das Hochplateau selbst und endlich in die Vorberge der Pyrenäen, deren Schneegipfel die Grenze nach Frankreich bilden. Auch die Veränderungen der Flora treten deutlich vor Augen; zuletzt verschwinden fast völlig die letzten mediterranen Bäume und Sträucher, und es beginnt ein Wald, der nun nicht mehr die Aleppo-Kiefer enthält oder Korkeichen, sondern *Pinus silvestris* und laubabwerfende Eichen, an den Hängen der Sierra des Montseny auch Buchen. Das Unterholz wird gebildet von Buchsbaum, und an den Hängen des Ter und Fresser, die von Kalk und Urgestein zusammengesetzt sind,

blühten in Massen Primeln (*Primula officinalis* und *Pr. acaulis*), Veilchen und vor allem Leberblümchen, die meist weisse Blütenblätter aufwiesen oder zart blaue, die wohl auf Kreuzung der weissen und blauen Rasse zurückzuführen sind. An Ameisen fand ich die Arten, welche auch an anderen Orten diesem Biotop entsprechen: *Myrmica scabrinosis* Nyl., *Lasius niger* L., und an trockenen Stellen *Tetramorium*. Etwas weiter unten im Fresser-Tal trat dann auch *Lasius emarginatus* Ol. auf; es war dies eine Stelle, wo auch schon *Calycotome spinosa* blühte und der Girlitz sang, der weiter oben im Tale fehlte. Auch Lavendel fand sich dort, und zwar *Lav. vera*, der echte Lavendel, der, wie ja schon bemerkt, nur auf Kalk gedeiht. *Messor*-Arten, sowie *Pheidole* und *Tapinoma* fehlten in diesem Tale, so sehr ich auch danach suchte. Die ersten kleinen Nester dieser südlichen Formen traf ich jedoch in der Nähe von Ripoll im Tal des Ter, das sich dort weit nach Süden öffnet und gerade so warm ist, dass die mediterranen Ameisen nach hier noch vorzudringen vermögen.

Vom Meer bei Barcelona zu den Pyrenäen aufsteigend können wir demnach einen förmlichen Querschnitt durch die Ameisen-Fauna Spaniens erhalten, wobei nur die afrikanischen Formen (wie *Anochetus*) fehlen. Es liegt dies daran, dass sich infolge günstiger Lage hier nördliche und südliche Flora treffen, wie auch aus der Karte der Abb. 1 hervorgeht, in welcher die Verbreitungs-Grenzen der Rotbuche (*Fagus sylvatica*) und der Weisstanne (*Abies pectinata*) einerseits sowie des Oelbaumes (*Olea europaea*) und der Agrumen (Orange, Zitrone) andererseits eingezeichnet sind.

Da die Agrumen beinahe die gesamte Ost-, Süd- und Westküste begleiten, wird man wohl etwas ähnliche Verhältnisse wie bei Barcelona überall da antreffen, wo die Gebirge sich der Küste nähern. Der Streifen, welcher südliche Formen enthält, ist jedoch manchmal und schmaler und manchmal breiter; er weitet sich zu einer starken Einbuchtung aus im Tale des Guadalquivir, wo wir ja, wie aus der Liste hervorgeht, die grösste Zahl südlicher Ameisen fanden. Dort sind dann auch die allersüdlichsten anzutreffen, im Einklang übrigens mit der Verbreitung der Dattelpalme, die ja im Osten nicht bis Barcelona heranreicht, sondern nur bis etwa Tortosa.

Die zweite Grenze für wärmeliebende Formen (wie *Messor*, *Pheidole*, *Cremastogaster*) fällt etwa mit der Linie zusammen, welche die nördlichste Verbreitung der Olive zeigt (Abb. 1), des Oelbaumes, der als der typische Baum des Mittelmeergebietes angesehen werden kann. (Boveri 1936). Es soll damit keineswegs gesagt werden, dass nicht

doch auch ausserhalb dieser Linie noch *Messor*- oder *Pheidole*-Nester bestehen können; denn das würde der eigenen Erfahrung widersprechen, da ich auch bei Ripoll und nördlich von Madrid diese Ameisen fand. Es handelt sich dabei aber sicher um letzte Möglichkeiten; die Steppen- und Wüstenzone kommt der Ansiedlung entgegen und ist gerade warm genug, um neben *Tapinoma* und *Tetramorium* noch *Pheidole* und *Messor*-Arten gedeihen zu lassen. Sie bilden aber meist nur mehr kleine Kolonien mit Nestgenossinnen geringerer Grösse (vergl. Tab. III und Abb. 9) - vergleichbar etwa den kleinen Orangebäumchen, die ausserhalb der eigentlichen Verbreitungsgrenze in den geschützten Höhlen der Alhambra noch gedeihen. Das, was hier von südlicher Flora und südlichen Ameisen gesagt wurde, gilt in ähnlicher Weise auch für die nördlichen Formen. *Myrmica rubida* Latr. ist bisher hauptsächlich aus den Pyrenäen gemeldet worden, aus einer Region also, wo die Weisstanne ihre Südgrenze erreicht; und ähnlich ist es mit *Formica rufa*. Auch sie aber können in grösserer Höhe der Gebirge Mittelspaniens noch angetroffen werden, wie z. B. in der Sierra de Gredos und Sierra de Guadarrama; es können vielleicht auch befruchtete Königinnen, vom Winde verweht und an günstige Stellen verfrachtet, in noch südlicheren Sierras Staaten gründen. Die unteren Schluchten dieser Gebirge, die noch innerhalb der Verbreitungsgrenze der Rotbuche liegen, beherbergen *Myrmica laevinodis* Nyl., *Formica fusca* L. und *Lasius niger* L., welche von dort aus auch weit in die Hochebenen selbst vorzudringen vermögen und sich z. B. in Flussniederungen des Manzanares und des Tajo finden lassen, wo sie, wie bei Aranjuez und Toledo, noch genügend Feuchtigkeit haben.

Im Inneren des Landes sind demnach die verschiedenen Biotope mehr verstreut und über grössere Flächen verbreitet; bei Barcelona aber bringt es die günstige Lage zwischen Meer und Hochebene mit sich, dass dort, wie auch aus der Karte Abb. 1 hervorgeht, die Verbreitungsgrenzen der Pflanzen förmlich zusammenfliessen. Wir haben infolgedessen auf engstem Raum eine Zusammendrängung nördlicher und südlicher Flora, und im Einklang damit eine Formenfülle von Ameisen, die etwa der von Sizilien bis zu den Hochalpen entspricht.

4) Verbreitung von «*Iridomyrmex humilis*».

Von den an der Costa Brava recht häufigen Ameisen ist eine Art weder in der biogeographischen Uebersicht noch bei der Be-

sprechung der Biotope erwähnt worden: *Iridomyrmex humilis* Mayr.

Dies geschah mit gutem Grund: Denn diese von Amerika eingeschleppte äusserst lästige Ameise kann in solche Uebersichten nicht eingeordnet werden. Zunächst fehlt sie an vielen Stellen noch völlig; in Blanes und Umgebung konnte ich sie niemals feststellen. Da, wo sie vorkommt, wie in San Feliu und S'Agaró nebst Umgebung, spottete sie jeder Einordnung in einen Biotop: man sieht sie dann nämlich überall, von der Spitze der Hügel bis hinunter zum Strand. Ja sogar in der von See-Wasser gelegentlich überspülten Zone traf ich sie an; als ich am 28.III.42 nach einem heftigen, mehrere Tage wütenden Sturm, welcher die Wellen des Meeres weit in die Buchten hineingetrieben hatte, den Strand von S'Agaró besuchte, da fand ich überall im Sande wieder Ansiedlungen von *Iridomyrmex humilis*, unter Steinen, am Tang sowie an den angeschwemmten Seeigeln und Krebsen, deren Reste sie verzehrten.

Diese Reste von See-Tieren waren vermutlich die unmittelbare Ursache, dass diese Ameisen in das versalzte Sandgebiet hinauswanderten; denn *Iridomyrmex humilis* verhält sich auch in anderen Fällen so. Die weit umherschweifenden Erkunder alarmieren ausserordentlich energisch, wenn sie eine Futterquelle fanden, und die alarmierten Nestgenossen werden auch aufs schnellste durch eine von der Finderin gelegte Spur nach dort geleitet (Goetsch 1940). Bietet die Futterquelle Ansiedlungsmöglichkeiten, so tritt eine Massenvandierung ein; Brut wird abgeschleppt, und schliesslich setzt sich auch eine der vielen Königinnen in Bewegung, die wir in den *Iridomyrmex*-Nestern finden. Auf diese Weise sind die fast immer Brut und oftmals auch Königinnen enthaltenden Kolonien am Strande der Costa Brava zu erklären, die ich an Stellen fand, wo noch 3-4 Tage vorher die Brandungswellen den Sand in dauernder Bewegung gehalten hatten.

Dass gerade durch solche, an das eingangs schon erwähnte Vortreiben von Wurzelschösslingen erinnernde Kolonie-Bildung die Verbreitung von *Iridomyrmex* vor sich geht, ist ja bekannt (vergl. Stitz 1917). Die Umzüge und Auszüge sind wenigstens in Spanien und Italien allerdings nicht so auffällig wie bei *Tapinoma erraticum* Latr., die oftmals in riesigen Massen und auf langen Strecken hin wandert, wie z. B. eine grosse Strasse im Botanischen Garten in Blanes zeigte (26.III); sie zog sich in einer Länge von beinahe 50 m von einem Feld zu einem anderen und war dadurch besonders auffällig, dass sie bei hellen Sonnenschein fast ganz auf einem Fussweg stattfand, auf dem

sich die Masse der schwarzen Ameisen gut abhob. Die bleicher gefärbten *Iridomyrmex* setzen sich der Sonne wenig aus und wandern lieber in der Dämmerung oder an geschützten Stellen. Im Deutschen Heim in S'Agaró, wo *Iridomyrmex* oft lästig wird, fand ich Wanderzüge nur des Nachts.

Der Wandertrieb von *Iridomyrmex humilis* ist eines der Merkmale, welches die Ausbreitung dieser Ameise begünstigt; sie befähigt sie, wie wir sahen, in kürzester Zeit Kolonien anzulegen. Da auch Königinnen mitwandern, sind diese Kolonien sofort selbständige Staaten, wenn die Verbindung zur Ausgangsstelle abreißt.

Solche neuen an guten Futterplätzen angesiedelte kleine Staaten sind es dann auch, welche die V e r s c h l e p p u n g von *Iridomyrmex* begünstigen. Nach Südafrika kamen diese Ameisen beispielsweise durch Proviant- und Futtersendungen während des Burenkrieges, und ähnlich wird es wohl auch in Madeira gewesen sein, wo sie seit 1882 bekannt sind, oder in Teneriffa, wo sie 1917 auftraten.

Schon 1907 kam übrigens *Iridomyrmex* bereits nach Portugal (Lissabon, Porto) und von solchen Zwischenstationen vermutlich nach anderen Stellen der Iberischen Halbinsel. In Hotels wurden die Tiere durch Fruchtsendungen eingeschleppt (z. B. Paris), in botanische Gärten durch Pflanzen (z. B. Brüssel 1911, Breslau 1915). Da *Iridomyrmex* schon bei 12,7° zu überwintern vermag, und sogar noch bei 9° gelegentlich arbeitsfähig ist, kann die Ansiedlung auch an verhältnismässig kühlen Stellen wenigstens vorübergehend stattfinden. Die Vielheit der befruchteten Weibchen ist somit ein zweiter wichtiger Punkt für die Ausbreitung; die Begattung findet aller Wahrscheinlichkeit im Nest statt, sodass ein Hochzeitsflug nach den Literatur-Angaben unterbleibt. Immerhin habe ich in Breslau, wo *Iridomyrmex* in Warmhäusern des Botanischen Gartens lebt, einmal fliegende Weibchen gefunden, so dass auch selbständige Gründungen befruchteter Königinnen nicht ausgeschlossen erscheinen.

Eine dritte Eigenschaft, welche die Ausbreitung begünstigt, lernten wir ebenfalls schon kennen: Die Möglichkeit, sich überall anzusiedeln. Da *Iridomyrmex* sogar versalzenen Sand nicht scheut, den die anderen Ameisen meiden, wird es nicht überraschen, wenn man sie an den verschiedensten Biotopen findet. In der Umgebung des Deutschen Heims, wo ich vom 28. bis 30.III hunderte von Steinen umdrehte, fand ich nur *Iridomyrmex*: in Gartenanlagen, im Kiefernwald, in Korkeichen-Beständen, in der Macchia, an Felsen, in verstepptem Gebiet; der Sandstrand sowie das Haus wurde bereits er-

wähnt. Als wahre Brutstätte erwies sich eine mit viel flachen Steinen bedeckte Bucht an der «Gavina» bei S'Agaró, wo Unmassen dieser Ameisen hausten.

Von dort aus scheinen auch die Vorstösse westwärts erfolgt zu sein, und damit kommen wir zu einer weiteren Besonderheit von *Iridomyrmex*, die nach der Jahreszeit ganz verschiedene Besiedlung. Wie *Tapinoma erraticum* hat *Iridomyrmex* eigentlich gar kein bleibendes Nest, sondern ist mehr oder weniger stets auf der Wanderung nach dem Grundsatz: «Ubi bene ibi patria». Das gilt nicht nur im Hinblick auf die Nahrungsquellen, sondern auch bei anderen Aussenbedingungen, und infolgedessen kann die Verbreitung dieser Ameisen in den einzelnen Jahreszeiten ganz verschieden sein. Für Nordamerika ist das durch Untersuchungen von Newell und Babber (1913), erwiesen; ich kann hinzufügen, dass ähnliches auch in Breslau zu beobachten war: In heissen Sommern finden sich Ansiedlungen von *Iridomyrmex* gelegentlich ausserhalb der Häuser des Botanischen Gartens, während diese Ameisen in den kühleren Jahreszeiten lediglich in Gewächshäusern angetroffen werden. Diese sind demnach «Rückzugsgebiete», von denen aus dann bei Verbesserung des Klimas wieder Vorstösse erfolgen; es wiederholt sich hier jedes Jahr im kleinen, was wir bei den für die Rassenbildung so wichtigen Klimaschwankungen während der verschiedenen Eiszeiten kennen.

Für die Costa Brava erwies sich als eines der Rückzugsgebiete und damit als Verbreitungs-Zentrum unzweifelhaft die «Gavina», wo sich in der Umgebung der Hotelanlagen im Frühjahr die Kolonien von *Iridomyrmex* gehäuft fanden, sowie des Deutschen Heimes. Zwischen diesen beiden Stellen waren die Besiedlungen Ende März bereits schon stark fortgeschritten; von 50 Ameisen-Nestern z. B., die ich am 28.3. ostwärts des Deutschen Heimes unter Steinen fand, gehörten nicht weniger als 45 *Iridomyrmex humilis* an. Bei einem Spaziergang am Berg aufwärts, der an seiner Spitze Befestigungsanlagen aus der Zeit des Bürgerkrieges trägt, stellte ich als Zahl der *Iridomyrmex*-Ansiedlungen dagegen nur etwa 5 % fest, und ähnlich war es westwärts des Deutschen Heimes in Richtung von San Felú. Die Stadt selbst erwies sich dagegen wieder als eine neue Rückzugs- und Ausbreitungs-Stätte.

Die Kargheit der Ameisen-Nester zwischen dem Deutschen Heim und «Gavina» zeigt, dass in dieser Region *Iridomyrmex* dabei ist, die Oberhand zu gewinnen; denn wie die Erfahrungen an anderen Orten zeigen, vermag sich dieser Eindringling gegenüber anderen Ameisen

völlig durchzusetzen. Das bekannteste Beispiel dafür ist Madeira; dort war früher *Pheidole megalcephala* F. eine lästige Hausameise, die jetzt aber auf der Insel fast ganz verschwunden ist. Aber auch andere Ameisen-Arten wurden stark zurückgedrängt. Ich fand bei zweimaligem Aufenthalt dort nur an abseits liegenden Schluchten geringe Reste der ursprünglichen Fauna, dagegen auf Schritt und Tritt Unmassen von *Iridomyrmex*. An anderer Stelle (Goetsch 1937) habe ich auch bereits darauf hingewiesen, woran die Ueberlegenheit der Amerikanerin liegt: in grosser Angriffslust, in ausgezeichneter Taktik und in der grossen Zahl. Angegriffene Ameisen werden in solchen Entfernungen umkreist, dass auch die mächtigen Kiefer von *Pheidole*-Soldaten ins Leere beissen; die *Iridomyrmex* versuchen dagegen die Endglieder von Fühlern oder Beinen der Angegriffenen zu packen und laufen, sobald es gelang, rückwärts, den Feind nach sich ziehend, der so wiederum nicht in die Lage kommt, seine Waffen zu gebrauchen. Inzwischen ist es dann aber auch anderen *Iridomyrmex* geglückt, weitere Gliedmassen des Angegriffenen zu packen, so dass er nun nach verschiedenen Seiten gezerrt wird. Gleichzeitig arbeiten die scharfen Kiefer, und schon sind die Endglieder der Beine amputiert. Der so in seiner Bewegung gehemmte Feind wird nun erneut angegriffen und ihm erneut Gliedmassen-Stücke abgebissen, bis er zerfetzt am Boden liegt. Die Zerstücklung geht dann weiter, und die Teile werden schliesslich abgeschleppt; denn Feind und Beute ist für *Iridomyrmex* das Gleiche. Infolgedessen kommen die beim Futterfinden und bei der Ansiedlung an Futterquellen bereits erwähnten Besonderheiten auch dem Kampf zu Gute: der sehr prompt wirkende Alarm und das Folgen der gespurten Wege. Dass durch Schlenkern des Hinterleibs und damit durch Verbreitung von Duftstoffen auch eine Art Fernalarm erfolgen kann, wurde an anderer Stelle schon ausführlich beschrieben (Goetsch 1936).

Trotz des grossen Kampf-Eifers sind übrigens die *Iridomyrmex* untereinander sehr friedlich: die benachbarten Ansiedlungen geraten nie in Streit miteinander, ganz im Gegensatz z. B. zu *Pheidole pallidula* Nyl., deren Nester sich stets heftig bekämpfen. Es liegt das naturgemäss darin begründet, dass Nachbarnester von *Iridomyrmex* in der Regel voneinander abstammen, während ein *Pheidole*-Staat stets eine neue Einheit bildet und von einer einzigen Königin abstammt. Es erwies sich indessen, dass auch Insassen weit voneinander liegender *Iridomyrmex*-Nester sich sofort zu gemeinsamem Tun vereinigten: ich konnte Tiere des Berges oberhalb des Deutschen Heimes mit

solchen der «Gavina» und endlich mit Arbeitern aus der Umgebung von San Feliu ohne weiteres zusammensperren. Nie gab es auch nur eine Spur von Feindschaft. Selbst Arbeiter und Königinnen von Nestern, die kilometerweit auseinanderlagen, verhielten sich völlig friedfertig zueinander.

Die Frage, ob diese Friedfertigkeit untereinander auf einer allgemeinen Duldung von *Iridomyrmex* zu *Iridomyrmex* beruhe oder auf gemeinsamer Abstammung der Kolonien an der Costa Brava suchte ich dadurch zu klären, dass ich ein aus S'Agaró mitgenommenes Kunstnest mit zwei Königinnen und Brut mit *Iridomyrmex* aus dem Botanischen Garten Breslau vereinigte. Zunächst sah es so aus, als ob die Vereinigung glückte; es gab nicht den grossen Kampf-Alarm, den ein Zugeben von anderen Ameisen-Arten auslöst. Eine friedliche Vereinigung aber kam doch nicht zu Stande; zunächst wurden von den Breslauern einige spanische Arbeiter angegriffen und dann auch die Königinnen. Einmal in Kampf geraten, nahm die Gegnerschaft zu, und die Königinnen wurden innerhalb eines Tages schliesslich ebenso zerfetzt wie andere Gegner. Sogar die Brut fand keine Gnade.

Man darf aus diesem Ergebnis schliessen, dass eine allgemeine Friedfertigkeit der *Iridomyrmex*-Staaten untereinander zwar nicht besteht, die Kolonien gleicher Herkunft dagegen in weitem Masse noch ein Zusammengehörigkeitsgefühl aufweisen. Vermutlich gibt es alle Abstufungen von gegenseitiger Duldung und Ablehnung, und länger dauernde Isolierung sowie vielleicht auch verschiedene Nahrung wird vermutlich das Zusammengehörigkeitsgefühl in einiger Zeit zum Schwinden bringen.

Bei einer Vergleichung mit anderen Ameisen-Arten ist die Duldsamkeit der *Iridomyrmex*-Kolonien immerhin recht gross; zeigten doch gerade auch Versuche mit spanischen Ameisen (*Messor bouvieri* Bondr. aus Mallorca), dass schon eine nur wenige Wochen dauernde Isolierung in Verbindung mit anderer Kost Abkömmlinge derselben Mutter so entfremdet, dass es zu Vernichtungskämpfen kam.

Die verhältnismässig grosse Duldsamkeit gestattet es den *Iridomyrmex* Kraft und Zeit, welche andere Ameisen-Staaten im Bruderkampf vergeuden, im Streit mit Artfeinden zu verwenden. Wir haben damit eine weitere Besonderheit dieser Argentinierinnen vor uns, welche ihre Neu-Ansiedlung fördert; in Verbindung mit günstigen, bei anderen Ameisen im allgemeinen nicht vereinigten Eigenschaften machen sich die *Iridomyrmex*, welche weder im Futter noch in der

Wahl des Nestplatzes spezialisiert sind, für eine Ausbreitung im Großen ganz besonders geeignet.

5) *Arbeitsaufnahme und Arbeitsteilung.*

Die Art und Weise, wie im Ameisen-Staat die Arbeit nach einer jahreszeitlich bedingten Ruhe wieder aufgenommen wird, konnte von mir gerade in Spanien bereits verschiedene Male beobachtet werden, da meine Reisen nach dort stets in die Frühjahrszeit fielen. Es handelte sich dabei allerdings nie um Staaten, welcher aus tiefer Winterruhe erwachten; denn ein längerer Stillstand aller Tätigkeit ist in südlichen Ländern wohl nur an hochgelegenen Stellen zu finden. Am Mittelmeer werden sicher auch in den Wintermonaten bei beginnendem Sonnenschein stets Beobachtungen gemacht werden können gleichen, welche ich in dem Botanischen Garten des Herrn Faust oder in S'Agaró durchführte und hier in einigen statistischen Bemerkungen zusammenstellte.

Bei meiner Ankunft in Blanes hatte sich das Wetter gerade stark verschlechtert (21.III); es war ein Wettersturz erfolgt mit einem Kälteeinbruch sowie einem der stärksten Stürme des Jahres. Infolgedessen waren weder am 22. noch am 23.III irgendwo Ameisen zu sehen. Am 24.III. liess das schlechte Wetter etwas nach; infolgedessen kamen insbesondere *Tapinoma* sowie verschiedene *Camponotus*-Arten aus den tief liegenden Erdnestern und versammelten sich unter Steinen. Auch *Messor instabilis* fand ich unter einem Stein; im Freien suchte ich sie aber noch vergebens. Als dann aber am 25.III die Sonne den ganzen Tag über erstrahlte, erschienen die ersten Körnersammler ausserhalb der verödeten und verschütteten Nesteingänge, und am 26. und 27.III. konnte man sie an den verschiedensten Stellen beobachten. Es waren bei *Messor instabilis* offensichtlich erste Erkunder, die in der Umgebung des Nestes das Gelände in ihren typischen Bewegungen erforschten; es handelte sich in der Hauptsache um g r o s s e Arbeiter wie aus der Tabelle I hervorgeht, in welcher an ein und demselben Nest Tiere zu verschiedener Zeit aus verschiedenen Arbeitsgruppen gesammelt und später gemessen wurden. Die Klein-Arbeiter, die etwas später sichtbar wurden - die Mehrzahl erst am Tage darauf - begannen meist nach einigen kurzen Umgängen in Nestnähe mit Bauarbeiten, so dass hier wie auch an anderen Stellen des Gartens überall die ersten kleinen Krater-Anlagen auftraten. Manche der Erkunder schlossen sich diesen Bauarbeiten an, sofern sie es nicht vorzogen, so lange umherzusuchen, bis sie etwas Brauch-

bares zum Einschleppen fanden. Diese den Erst-Erkundern folgenden oder aus ihnen hervorgehenden Erst-Arbeiter (Tabelle II) bildeten noch keine feste Gruppe, auch wenn sie schon als Sammler oder Bauarbeiter erkennbar waren (Tabelle I); die Arbeitsgemeinschaft war noch in Bildung begriffen. Der Gestalt nach waren bei solchen Erstarbeitern recht viel Grosstiere und Giganten von 8-9,5 mm Länge zu sehen (Tabelle I u. II); indessen zeigte sich die beginnende Differenzierung im Aussendienst mit mehr grossen, und im Innendienst mit mehr kleinen Arbeitern schon an. (Tabelle I), und leitete die feste Gruppenbildung ein, die bei dem dauernd kontrollierten Nest in Blanes Anfang April erreicht war, wie aus Tabelle I hervorgeht. Diese Tabelle zeigt dann ebenso wie auch die Tabelle II, in welcher an verschiedenen Nestern gesammelten Tiere ausgemessen wurden, dass beim Innendienst (Bau, Pflege) stets mehr kleine, beim Aussendienst dagegen mehr grosse Arbeiterinnen (und nur hier Giganten) gefunden wurden.

Die Auszählungen und Ausmessungen spanischer *Messor*-Nester stimmen demnach mit denen südamerikanischer *Attinen* weitgehend überein (Goetsch 1939), und das gleiche lässt sich auf Grund früherer Beobachtungen an Kunstnestern über das zweite Prinzip der Arbeitsteilung aussagen: Die Gruppenbildung verschiedener Altersstufen. Es lässt sich nämlich neben der Arbeitsverteilung auf Grund der Grösse noch eine Arbeitskette feststellen, bei welcher einem bestimmten Alter auch eine bestimmte Leistung zugeordnet ist, und Glied sich zeitlich an Glied reiht. Die Reihenfolge dieser Kettenglieder ergibt sich ungefähr, wenn wir in Tabelle I die Tätigkeiten von unten nach oben lesen; Pflege und danach Bauarbeit werden also mehr von Jungen, Sammeln und endlich Erkunden mehr von alten Tieren betrieben. So wird auch verständlich, warum doch gelegentlich unter den Erstarbeitern kleine Tiere gefunden werden und ebenso Giganten unter den Pflegern. Bei genauerer Beobachtung liess sich dann stets feststellen, dass solche grossen Pfleger sehr junge, und kleine Erkunder recht alte Tiere waren.

Die Arbeitsteilung im *Messor*-Staat regelt sich somit nach zwei Prinzipien, die folgende Kombination ergeben: «Alte Grosstiere im Aussendienst, junge Kleine im Inneren», eine Feststellung, die bereits für die Blattschneider gemacht worden war. Und da die Beobachtungen in Blanes für *Camponotus*-Arten das gleiche ergaben, kann man wohl jetzt das Prinzip für alle Ameisen-Staaten mit polymorpher Arbeiter-Kaste annehmen.

TABELLE I

Messor instabilis. Arbeits-Teilung. Dasselbe Nest zu verschiedenen Zeiten. Blanes, Botanischer Garten.

LFD. NR.	TÄTIGKEIT, BEMERKUNGEN	DATUM	ZAHL	GRÖSSE in mm																GIPFEL DER KURVE																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																								
				4	4,5	5	5,5	6	6,5	7	7,5	8	8,5	9	9,5	10	10,5	11	11,5		12	12,5																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																						
1	Erste Erkunder. . . . Beginn der Tätigkeit . . .	27.3.	13				1	1				1	2	1				1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Aussen = Dienst.

Innen = Dienst.

8 mm.
4 Gig.—
2 Gig.7 mm.
— Gig.5,5 mm.
— Gig.5-5,5 mm.
— Gig.4,5 mm.
— Gig.7 mm.
6 Gig.

TABELLE 11
Messor instabilis. Arbeits-Teilung. Verschiedene Nester kombiniert.

LFD. NR.	TÄTIGKEIT, BEMERKUNGEN	DATUM	ZAHL	GR Ö S S E in mm															GIPFEL DER KURVE			
				4	4,5	5	5,5	6	6,5	7	7,5	8	8,5	9	9,5	10	10,5	11		11,5	12	12,5
1	Erst-Erkunder Beginn der Tätigkeit . . . S'Agaró, 2 Nester . . .	29.3.	14			1	2	3	2	1	1											6 mm. 4 Giganten
2	Erst-Arbeiter. Noch keine feste Gruppe. Blanes, ...	26.3.	52	1	2	2	9	12	15	4	1	3	2	1								6,5 mm. 5 Giganten
3	Bau-Beginn Noch keine feste Gruppe. S'Agaró	29.3.	13		1	3	5	3							1							5 5 mm.
4	Sammel-Beginn. Gruppe gebildet Blanes, ...	7.4.	23		2	6	7	3	3	1	1											6 mm. 1 Giganten
5	Sammler Feste Gruppe gebildet. San José	6.4.	50		1	4	16	19	7	3												6 mm.
6	Bau-Arbeiter Feste Gruppe gebildet. Blanes, ...	1.4.	26	2	5	6	6	4	2	1												5,5 mm.
7	Pfleger. Unter Steinen S'Agaró	31.3.	29	4	6	5	5	4	3	2												5 mm.
	Sa.		207	7	15	23	49	52	32	14	3	4	2	1	1	1	1	2				6 mm. 10 Giganten

TABELLE III

Messor instabilis. *Kleinste und grösste Tiere aus verschiedenen Gegenden.*

O R T	H Ö H E	KLEINSTE	GRÖSSTE	SOLDATEN	GIPFEL DER KURVE
		— mm	— mm	— mm	— mm
1. Blanes (Gerona). . .	c. Meereshöhe	4	12,5	7,5-12,5	6-7
2. S'Agaró (Gerona). . .	»	4	11	10-11	5,5
3. Barcelona.	»	4	9	7,5-9	5,5
4. Mallorca.	»	4	10	7,5-10	
5. Sevilla.		5	11	11	
6. Málaga.	c. Meereshöhe	5,5	8	8	
7. Marseille.	»	4,5	9,5	9-9,5	
8. Aranjuez.	c. 650 m	3,5	7,5	7,5	4,5
9. Madrid.	»	3,5	7,5	7,5	4,5
10. Ripoll.	»	4	7	7	5

6) *Zwerge und Riesen bei Arbeitern, Weibchen und Männchen.*

Hier sei kurz noch die Frage angeschnitten, wie denn die Grossarbeiter (oder Giganten), wie die Mittelformen, und wie die Kleinarbeiter (oder Zwerge) im Ameisen-Staat entstehen, die, wie wir sahen, bei den verschiedenen Arbeiten im Ameisen-Staat vorzugsweise angetroffen werden.

Diese Frage nach der Formbildung im Ameisen-Staat konnte für die Arbeiter-Kaste in den letzten Jahren wesentlich geklärt werden. Die extremen Kleinarbeiter stammen in der Regel von jungen Königinnen, die oft auch kleinere Eier legen. Eine Ausnahme liess sich bisher für die Blattschneider (Attinen) nachweisen, wo kleine Eier und damit auch kurzlebige Zwergarbeiter erst später auftreten (Eidmann 1935, Goetsch 1939), dann aber in Massen. Die Entwicklung solcher Kleinarbeiter ist von Aussenbedingungen unbeeinflussbar; auch wenn man sie von älteren Arbeitern bei reichlichem Futter aufziehen lässt, werden sie nicht grösser. Die Larven der übrigen Arbeiter haben zwei Entwicklungsmöglichkeiten: Bekommen sie auf einem bestimmten Stadium festes, eiweissreiches Futter, so wachsen sie schnell heran und werden schliesslich zu Gross-Arbeitern; im anderen Falle erreichen sie nur Mittelgrösse. Die Gross-Arbeiter werden *Giganten* genannt, wenn sich alle möglichen Uebergänge zu den Mittelformen finden, oder *Soldaten*, falls diese fehlen. Die Ursache der Entstehung der einen oder anderen Form liegt in der für die einzel-

nen Arten verschiedenen Entwicklungsgeschwindigkeit; ist sie kurz (*Pheidole*), so gibt es Soldaten, da dann kaum die Möglichkeit besteht, dass die Larven während des Fressens gestört werden. Ist die Entwicklungsdauer dagegen lang, so kann eine Störung das vielleicht schon begonnene Riesenwachstum abstoppen. Es entstehen dann die Uebergänge (wie z. B. bei *Messor*), die sich künstlich auch da erzielen liessen, wo sie in der Natur fehlen (*Pheidole*). Ebenso konnte das Auftreten von Giganten nicht nur durch geringe Fütterung, sondern auch durch dauernde Störung der Nester vermieden werden (*Solenopsis*, *Messor*, vergl. Abb. 3) Besonders viel und besonders grosse

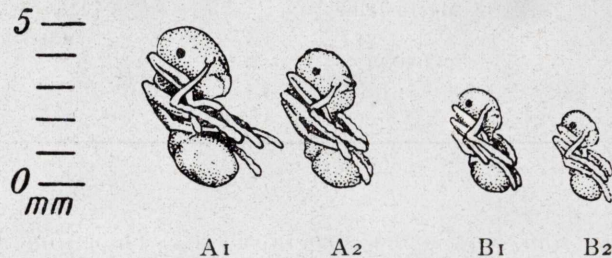


Abb. 3.—*Messor barbarus* L. Entstehung der verschiedenen Arbeiter-Grössen. Die demselben Nest entstammenden jüngsten Larven erhielten die gleiche Nahrung (Mehlwurm, Zucker, Körner). Die Kultur A blieb ungestört, die Kultur B wurde täglich mehrere Male gestört, A1 und A2 = grösste und kleinste Puppe der ungestörten, B1 und B2 = grösste und kleinste Puppe der dauernd gestörten Kultur. (Der Zeichnung lagen photographische Aufnahmen meiner Mitarbeiterin Dr. R. Grüger zu Grunde.) Nur wenn die Larven zu gewissen Zeiten ungestört fressen können, wachsen sie demnach zu Grossarbeitern (Giganten) heran.

Giganten entstanden naturgemäss dann, wenn Nester ungestört reichlich Eiweissfutter erhielten (*Solenopsis*, *Messor*, *Camponotus*).

Wie fliessend die Begriffe «Gigant» und «Soldat» eigentlich sind, zeigten Messungen an spanischen und italienischen *Camponotus*-Arten. Bei einem Nest von *Camponotus* (*Orthonomyrmex*) *lateralis* Ol. massen die Klein- und Mittel-Formen 4-5,5 mm; ihnen standen die Gross-Formen mit 6,5-8 mm gegenüber, so dass also in einer Kurve eine ähnliche Lücke entstanden wäre wie bei *Pheidole pallidula* Nyl. (Goetsch 1937). Das Verhältnis vom Kopf zum übrigen Körper ist jedoch nicht so verschieden wie bei *Pheidole*, so dass man hier nur von Grossarbeitern spricht. Dass sie etwas besonderes darstellen, geht allerdings auch aus dem Benehmen hervor: sie sind es, die zu «Honigtöpfen» geeignet erscheinen, d. h. sich mit Flüssigkeit so stark anfüllen lassen, dass ihr Hinterleib zu einer riesigen Kugel wird. Die Kleinarbeiter lassen sich nie derartig anfüllen; allem Anschein nach

haben nur die Giganten die grosse Dehnungsfähigkeit des Abdomens, vielleicht wegen der näheren Formverwandtschaft mit den echten Weibchen, die eine solche wegen der wachsenden Ovarien ja ebenfalls aufweisen.

Tritt zu der grossen Länge der Giganten noch eine Abweichung der Kopfform, dann werden sie Soldaten genannt. Das ist z. B. der Fall bei *Camponotus (Colobopsis) truncata* Spin.; hier sind die Grossformen (5-6 mm) von den Klein- und Mittelformen (3-5 mm) dadurch ausgezeichnet, dass der auch dort schon vorn abgestutzte Kopf zu einem förmlichen Stöpsel wird, der bekanntlich gerade in die enge Oeffnung der Baumnester passt. Solche «Soldaten» sind damit, wie wir auch später noch sehen werden, besonders geeignet, die kleinen *Colobopsis*-Staaten vor Ueberfällen zu schützen.

Nachdem wir so die Entstehungsweise von Giganten und Soldaten sowie von Zwergen kennen gelernt hatten, war es unser Bestreben, auch bei Männchen und Weibchen neben normalen Mittelformen Riesen und Zwerge zu finden; dies ist jetzt von Erfolg gekrönt worden. Zunächst zeigten Männchen aus einem Nest von *Atta vollenweideri* For. beachtliche Unterschiede, und noch mehr die im Kunstnest gezüchteten männlichen Tiere von *Messor barbarus* L., die in der Grösse zwischen 9,5 und 12,5 mm schwankten. Weit bedeutender waren die Unterschiede bei *Solenopsis fugax* Latr., die sich ebenfalls durch Arbeiter-Polymorphismus auszeichnet. Hier beträgt die Grösse der Männchen normalerweise 3,2 bis 4,8 mm (Stitz 1939). Bei einem riesigen Staate in Capri waren nun unter etwa 100 Männchen mehrere, die 5,5 mm erreichten (= Macroaner); sie entstammen einem Neste auf der wenig begangenen Kuppe einer Berges (Monte Tuoro), der für ein grosse Zahl verschiedenster Ameisen beste Bedingungen bot, und damit der Diebsameise *Solenopsis fugax* reichliches, in geraubter Brut bestehendes Futter lieferte. Im Gegensatz hierzu standen kleinste, nur 2,5 mm messende Männchen (= Microaner); sie traten auf in einem jungen, kleinen Staat aus der Umgebung von Glatz, der nach Ueberpflanzung in ein Kunstnest keine Brut anderer Ameisen und damit eine mangelhafte Verpflegung erhielt (Rössler). (Vergl. Abb. 7.) Bei den Weibchen von *Solenopsis fugax* waren ähnliche Schwankungen feststellbar; hier fehlte indessen die Möglichkeit der genauen Kontrolle. Diese war dagegen gegeben bei einem im fünften Jahre stehenden Staat von *Camponotus punctulatus* Mayr, der von der Gründung an beobachtet worden war. Hier liessen sich zunächst je nach den Aussenbedingungen grosse und kleine Arbeiter beobachten,

deren Zusammenstellung eine dreigipflige Kurve aufwies, wie sie für Ameisen mit Riesen, Mittelformen und Giganten charakteristisch ist. Annähernd die gleiche Kurve zeigte auch die Zusammenstellung der

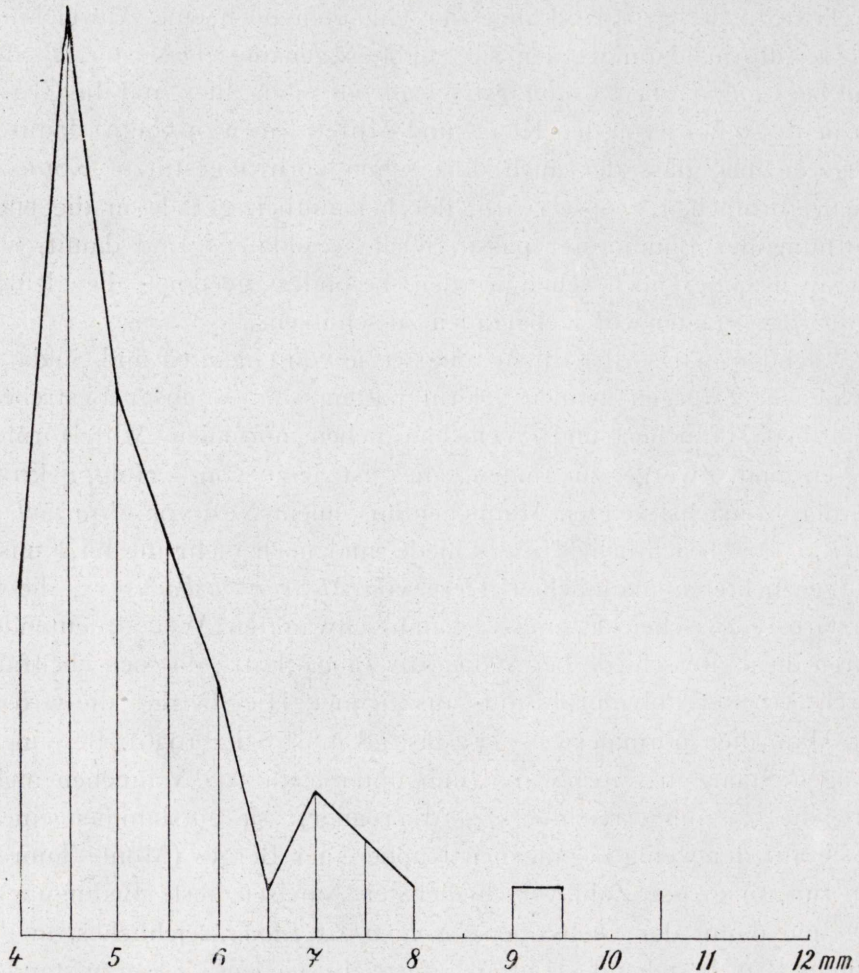


Abb. 4.—*Messor structor* Latr. Lloret (Hinterland) 60 wahllos dem Nest entnommene Tiere wurden gemessen und zur Aufstellung einer Kurve verwertet. Es ergaben sich 4 Gipfel: Kleinarbeiter -(4-6 mm), Mittelformen (6,5-8 mm), noch verhältnismässig zahlreich; Giganten (9-9,5 mm); Weibchen (10,5 mm), ein wenig länger als die Giganten.

in demselben Nest aufgezogenen Weibchen; es massen 4 Tiere 9,5 mm, 12 Tiere 10,5 mm, 22 Tiere 11 mm, 8 Tiere 12 mm, 5 Tiere 13 mm und endlich 1 Tier 15 mm. Das grösste ist demnach mit einem Giganten zu vergleichen (= Macrogyne).

Aus diesem kurzen Hinweis ergibt sich, dass auch die Form-

bildung der Ameisen-Männchen und -Weibchen denselben Bedingungen gehorcht wie die der Arbeiter, womit die Einheitlichkeit der Entwicklung festgelegt ist. Normalerweise fehlen allerdings solch grosse

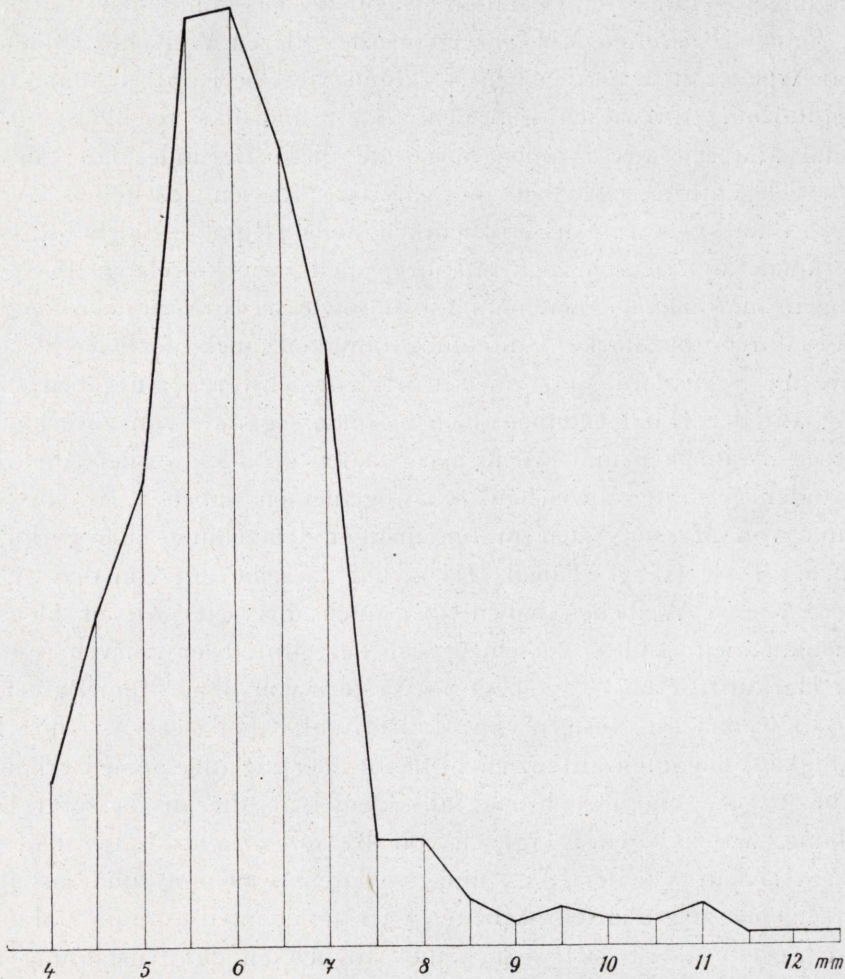


Abb. 5.—*Messor instabilis*. Blanes und Lloret (Küste). 417 Tiere zu einer Kurve zusammengestellt. Der höchste Gipfelpunkt der Kurve liegt bei 5,5-6 mm. Grösse der Giganten 11-12,5 mm. (nicht sämtliche Tiere von 11 mm zeigten Giganten-Merkmale).

Unterschiede. Dies liegt darin begründet, dass die Massen der Geschlechtstiere meist zu derselben Zeit entstehen und damit unter ähnlichen Bedingungen aufwachsen.

Grosse und kleine Arbeiter sind meist auch in ihren Proportionen, ihren Fühlern, Augen und Stacheln verschieden, oft so stark, dass

man sie für besondere Rassen oder sogar Arten halten würde, wenn man ihre Abstammung von einer Mutter und einem Vater nicht kennen würde. Trotzdem lassen sich aber echte Rassenmerkmale wie Färbung und Fleckung bei allen durch verschiedene Aussenbedingungen veränderten Gestalten erkennen. Dies konnte bereits früher an *Pheidole pallidula* Nyl. gezeigt werden, deren Weibchen, Soldaten und Arbeiter z. B. im gleichen Nest stets dieselbe Kopfzeichnung oder Kopffärbung aufwiesen (Goetsch 1937), und das reichlich gesammelte Material aus Spanien bestätigte diese Befunde. Hier liessen sich gelegentlich sogar beinahe schwarze Rassen feststellen (Aranjuez, Blanes), sowie ausserordentlich helle (Ripoll). Solche Rassenmerkmale ändern sich auch in Jahren nicht, wie jahrelange Beobachtungen an *Pheidole*-Staaten in Capri sowie in Kunstnestern zeigten. Dass durch die starke Umbildungsfähigkeit auch der Geschlechtstiere die Systematik der Ameisen oft vor schweren Aufgaben steht, liegt auf der Hand: können doch besonders gerade von Zwerg- und Riesen- Männchen und -Weibchen Staaten gebildet werden, die voneinander gewaltig abweichen. Im allgemeinen haben z. B. die Arbeiter von *Messor*-Arten in ungünstiger Umgebung eine geringere Körpergrösse (vergl. Tabelle III.), und dasselbe gilt von den Weibchen. Kleine Weibchen haben aber auch ihrerseits wieder kleinere Nachkommen; und so verschiebt sich der Gipfel der Kurven je nach der Herkunft (Abb. 6): er liegt bei Nestern von Blanes und Barcelona bei 5,5-6 mm, bei Nestern von Madrid und Ripoll bei 4,5-5 mm. Die Fähigkeit, Giganten aufzuziehen, bleibt aber im allgemeinen erhalten, (Abb. 6); sie sind jedoch ebenfalls kleiner als die aus besserer Umgebung, wie z. B. ein Vergleich von *Messor structor* Latr. aus Süditalien (Klein-Arbeiter 3-3,5 mm, Soldaten 9-10 mm) und aus dem Alpengebiet zeigte (Klein-Arbeiter 1,3-1,5, Giganten 4-5 mm). Manchmal realisiert sich jedoch die Möglichkeit der Ausbildung von Giganten gar nicht mehr, da die Bedingungen zu ungünstig sind (Abb. 6 c), und es ist denkbar, dass geographisch isolierte *Messor* oder *Pheidole* in schlechter Umgebung nur Klein-Arbeiter besitzen und dann gar nicht mehr als solche erkannt werden, da ein wesentliches Artmerkmal zu fehlen scheint. Hat sich doch schon bei Termiten die systematische Sonderbarkeit ergeben, dass eine Gattung, die wegen des Fehlens von Soldaten, die «waffenlose» = *Anoplotermes* hiess, die Fähigkeit zur Soldaten-Erzeugung besass, aber im Freien nie realisierte (Goetsch 1940). Auf solche Fragen, die bereits an anderen Stellen erörtert wurden (Goetsch 1937), kann hier nicht näher eingegangen werden; sie

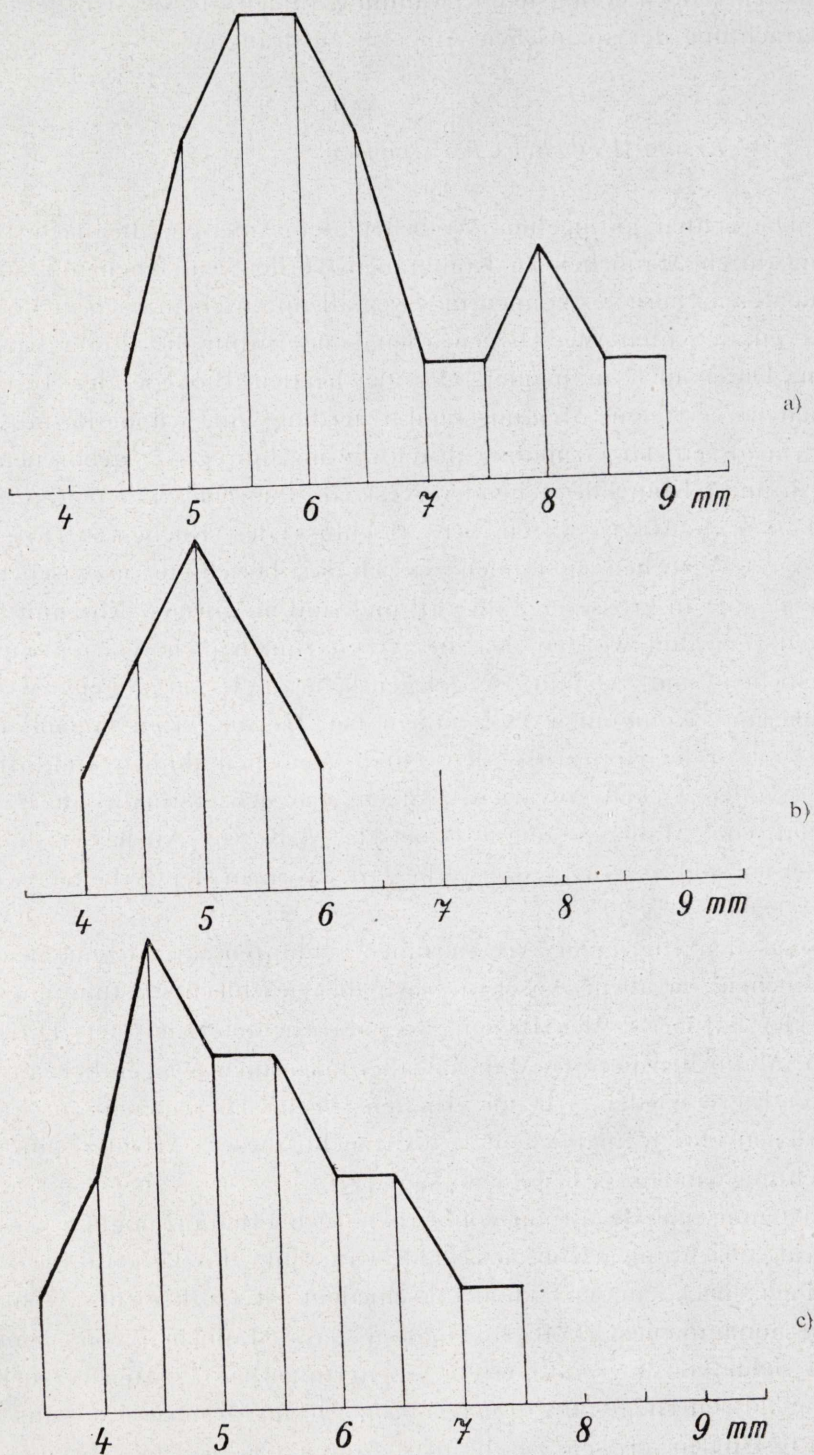


Abb. 6.—*Messor instabilis* verschiedener Herkunft zu Kurven zusammengestellt (vergl. Tabelle III). a) Barcelona 18 Tiere, Gipfel der Kurve bei 5,5-6 mm (wie in Blanes und Lloret, Abb. 5); 5 Giganten. b) Ripoll (Pyrenäen) (682 m) 10 Tiere; Gipfel der Kurve bei 5 mm. 1 Gigant. c) Madrid und Aranjuez; 20 Tiere; Gipfel bei 4,5 mm; kein Gigant. Im Hochland liegt der Gipfel der Population demnach mehr nach links, d. h. die Tiere sind im allgemeinen kleiner. Wo Giganten auftreten, sind sie ebenfalls kleiner als an der Küste.

mussten jedoch wenigsten Erwähnung finden, da sie sich gerade bei Betrachtung der spanischen Ameisen aufdrängten.

7) «Ersatz-Weibchen» bei Ameisen.

Die echten geflügelten Weibchen der Ameisen, die nach Begattung durch Männchen zu Königinnen werden, entstehen nur aus befruchteten Eiern; es können indessen allem Anschein nach nicht alle Larven zu echten Weibchen werden, sondern nur die älterer Königinnen. Diese auch in meiner «Vergleichenden Biologie der Insekten-Staaten» vertretene Meinung fand neuerdings eine schöne Bestätigung: In einem seit der Gründung durch die im Jahre 1937 geborenen Königin unter Kontrolle stehenden Nest von *Camponotus (Myrmoturba) punctulatus* Mayr. waren bei Abschluss des Buches (1939) noch keine Weibchen entstanden, wie ich dort berichtete; inzwischen traten sie aber in grösserer Zahl auf, und sind im vorigen Abschnitt auch bereits erwähnt worden. Da die Arbeiterinnen nicht voll entwickelte Weibchen sind, kommt es gelegentlich zu Uebergängen zwischen ihnen und Königinnen. So können bei *Messor*-Arten Giganten, die ja schon in der Kopfgrösse den echten Weibchen ähnlich sind, oftmals auch vollentwickelte Ovarien besitzen, wie sich erstmalig an *Messor*-Arten von Mallorca zeigte (Goetsch 1928/30). Auch bei anderen Ameisen sind es vorzugsweise die Grossformen der Arbeiter, welche Eier legen.

Aus den Eiern der Arbeiterinnen schlüpfen im Allgemeinen nur Männchen, da allem Anschein nach die Geschlechtsbestimmung hier dieselbe ist wie bei den Bienen, wo unbefruchtete Eier stets Drohnen, d. h. Männchen liefern. Man hat allerdings auch gelegentlich aus Arbeiter-Eiern wieder Arbeiter erhalten; bisher aber niemals in Fällen, in denen durch männchenlose Aufzucht dieser Arbeiter eine Befruchtung eindeutig ausgeschlossen war.

Ist nun eine Begattung von Arbeitern überhaupt möglich? Gerade neue Beobachtungen von Gösswald (1933) und mir lassen diese Frage bejahen: nachdem wir schon verschiedentlich im Freien sowohl wie auch im Kunstnest beobachtet hatten, dass Männchen von *Acantholepis* sowie von *Myrmica*-Arten Arbeiterinnen zu begatten versuchten, konnte ich ähnliches bei *Aphaenogaster testaceo-pilosa* Luc. aus Blanes feststellen; frisch geschlüpfte Männchen, welche übrigens die Flügel abgeworfen hatten (vergl. Goetsch 1940 sowie Abb. 9) mach-

ten Annäherungsversuche an Arbeiterinnen, die bald darauf zur Eiablage schritten (12.VI). Leider zogen bis jetzt (Ende Juli) die Tiere nur Männchen auf.

Eine wirkliche Begattung von Arbeiterinnen sah Gösswald bei *Lasius niger*, und ich am 12.IV.42 bei *Camponotus (Mymenotoma) lateralis* Ol., wo im Kunstnest nach einem Hochzeitsflug eine ganz grosse, 8 mm messende Arbeiterin (Gigant) in Copula angetroffen wurde. Leider starb das eindeutig begattete Tier, bevor es zu einer Eiablage kam; Die Begattung von Arbeiterinnen scheint überhaupt oft Schädigungen zu verursachen. In einem anderen Teilnest der gleichen *Camponotus lateralis* traten dagegen ebenfalls Eier auf, und aus ihnen liessen sich bis Ende Juli neben Männchen auch Arbeiter-Puppen aufziehen. Das Ergebnis stimmt überein mit Beobachtungen an argentinischen *Camponotus*: In einem nun schon 4½ Jahre alten aus Patagonien stammenden Nest von *Camponotus (Myrmoturba) punctulatus* Mayr legten Arbeiterinnen, die mit Männchen zusammengehalten waren, nach dem Tode der Königin Massen von Eiern, aus denen neben Männchen auch Arbeiterinnen und Vollweibchen schlüpften. Ob es sich nun hier um eine einzige «Ersatz-Königin» handelte oder um viele «Ersatz-Weibchen», wie ich ebenso wie Wassmann (1905) solche Tiere im Anschluss an die Termiten nennen möchte, ist noch nicht feststellbar gewesen.

Bei *Cremastogaster*-Arten kommt es, wie auch kürzlich Eidmann für *Crem. impressa* Em. feststellte (1941), oft zu einer Abtrennung von Teilkolonien, und es ist interessant, dass dann dort gelegentlich Ersatz-Königinnen auftreten. In einem nur Arbeiter und Männchen enthaltenden Nest von *Cremastogaster scutellaris*, das wir aus Ischia, erhielten, wurden jedenfalls Unmassen von Eiern abgelegt und aus ihnen Arbeiterinnen aufgezogen, obwohl die Königin fehlte. Hier teilte meine Mitarbeiterin Dr. R. Gröger das Nest verschiedene Male in verschiedene Teile und fand dann immer nur in einem dieser Teilnester Eier, aus denen Arbeiterinnen schlüpften. Es war dies ein Zeichen dafür, dass die Zahl der Eierleger zum mindesten nicht gross sein konnte und auch nicht zunahm, da jetzt die Männchen fehlten. Die Ersatz-Königin selbst wirklich festzustellen und anatomisch zu untersuchen, ist bisher hier wie bei den *Camponotus* leider noch nicht geglückt. Die Beobachtungen und Versuche zeigten aber jetzt schon, dass mit dem Tode der Ameisen-Königin der Staat nicht auszusterben braucht.

Bei *Pheidole*- und *Solenopsis*-Arten ist allerdings das Schicksal

der Gemeinschaft besiegelt, wenn die Stamm-Mutter umkam, und nicht zufällig vor Absterben der letzten Arbeiterinnen eine neue befruchtete Königin aufgenommen werden konnte; diese erneut an spanischen Ameisen bestätigte Erfahrung hat ihre Ursache darin, dass Arbeiterinnen dieser Gattungen keine Keimdrüsen besitzen, und ihnen ausserdem die damit im Zusammenhang stehenden Exudate fehlen, welche für die Ameisen sowohl wie auch für die Termiten lebensnotwendig zu sein scheinen. Ein *Pheidole*- oder *Solenopsis*-Staat zerfällt nach dem Tode der Königin sofort; ein totes Weibchen vermag dagegen den Zusammenhang aufrecht zu erhalten, so-

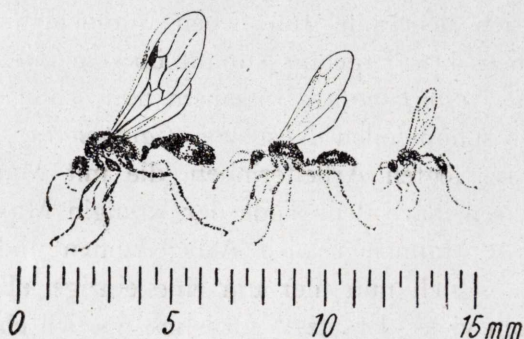


Abb. 7.—Riesen und Zwerge bei *Solenopsis fugax* Latr. Riesen-Männchen (5,5 mm) aus einem grossen Naturnest Capri; mittelgrosse Männchen aus einem Naturnest bei Breslau (die Grösse dieser Männchen schwankte dort zwischen 3,2 und 3,8 mm; von anderen Stellen sind auch Männchen bis 4,8 mm angeführt); Zwergmännchen (2,5 mm) aus einem Kunstnest in Breslau. (Die Zeichnungen wurden nach einer Photographie von Fräulein Dr. Grüger vom Universitätszeichner Rose angefertigt, der auch die übrigen Zeichnungen herstellte.)

lange es noch frisch ist (Goetsch 1940). Bei *Lasius*-, *Camponotus*-, *Myrmica*-, *Aphaenogaster*-, *Cremastogaster*- und *Messor*-Arten, deren Arbeiterinnen oft gut entwickelte Ovarien besitzen und damit wohl auch Exudate ausschwitzen, bleibt der Zusammenhang innerhalb der Nestgenossen dagegen gewahrt, sodass wir diese Arten in Kunstnestern auch ohne Königin viele Monate oder sogar Jahre zu halten vermochten. Dies war besonders dann ohne weiteres möglich, wenn einige der Arbeiterinnen dazu übergingen, Eier abzulegen; in diesem Fall wurde auch noch der Pflorgetrieb befriedigt. Selbst wenn auch aus solchen Arbeiter-Eiern nur Männchen schlüpfen, d. h. die Eier nicht befruchtet waren, bleibt so der Staat noch längere Zeit erhalten, und damit wird die Möglichkeit vergrössert, seinen Bestand vielleicht durch Aufnahme einer neuen jungen Königin wieder auf den Nor-

malzustand zu bringen. Schon in solchen Fällen sind demnach die eierlegenden Arbeiterinnen biologisch wertvoll; und sie werden es noch mehr, wenn sie durch Begattung befähigt werden, alle Arten von Eiern zu legen und so zu wirklichen «Ersatz-Weibchen» zu werden.

Die Möglichkeit einer Begattung liefern sie sich ja selbst, da aus ihren unbefruchteten Eiern Männchen werden; dass durch solche Männchen im Neste tatsächlich Begattungen vorkommen, wurde bei *Camponotus lateralis* Ol. eindeutig beobachtet, und ist durch die Beobachtungen an *Cremastogaster scutellaris* Ol., *Aphaenogaster testaceopilosa* (Luc.) sowie *Camponotus punctulatus* Mayr mindestens durch Indizien bewiesen.

Dass auch bei Bienen Begattungsversuche von Arbeiterinnen festgestellt wurden, sei anhangsweise noch erwähnt (Freudenstein 1938). Sie zeigen damit das gemeinsame Prinzip wirklicher Staatsgebilde, mit allen Mitteln den dauernden Bestand zu erhalten, und auch bei zunächst tödlich erscheinenden Katastrophen, wie bei dem Verlust der Königin eines Insekten-Staates, nach Möglichkeit doch einen Ersatz zu schaffen.

8) «Messor» und «Aphaenogaster» als «Blattschneider».

Die *Messor*-Arten sind bekanntlich Körnersammler; als auslösender Reiz für einen Alarm dient meist der Fund einer Futterquelle, die aus einigen Samen besteht. Ist der Transport aber einmal in Gang gekommen, dann steigen die *Messor* auch auf Gräser und Stauden hinauf, und holen die Samen unmittelbar. In solchen Fällen begnügen sie sich aber nicht, die Körner loszulösen, sondern schneiden die Grasrippen selbst ab und transportieren sie heimwärts. Das Gleiche kann geschehen, wenn sie Samen an Stauden sammeln; und so sah ich in Blanes wiederholt, wie nicht nur Fruchtstände mit Samen, sondern auch frische Blüten, ja sogar Blätter von Compositen geschnitten und abgeschleppt wurden. Dass der Eifer der Arbeit die Ameisen immer wieder dazu treibt, Unnützes einzutragen, kann man ja gerade bei *Messor* beobachten (Goetsch 1928/30); im Neste findet dann dadurch eine Sortierung statt, dass Unnützes von den austragenden Arbeitsgruppen wieder nach aussen befördert wird, während das Brauchbare tiefer ins Innere wandert, um dort weiter behandelt zu werden. Man konnte sich durch diese Arbeitsweise schon eine gewisse Vorstellung machen, wie wohl die Pilzzucht der süd-

amerikanischen Attinen entstanden sein mochte: blieben unnütze Pflanzenteile im Nest und verpilzten, dann konnten sie plötzlich Wert gewinnen, falls es sich um verwertbare Pilze handelt.

Die Untersuchungen an südamerikanischen Blattschneider-Ameisen haben inzwischen ergeben, dass die Nutzpilze am besten wachsen auf zerkauten Blättern, die von den Ameisen in kleine Teile zerschnitten und dann zerkaut wurden (Goetsch-Grüger 1942). Eine solche Behandlung eingetragener Pflanzenteile lässt sich bei *Messor*-Arten nicht beobachten. Wohl aber vermögen *Aphaenogaster testaceo-pilosa*, wie ich in Blanes feststellen konnte, ebenfalls frische Pflanzenteile

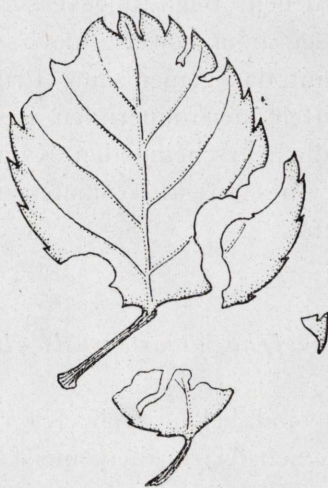


Abb. 8.—Rosenblätter, von *Aphaenogaster testaceo-pilosa* Luc. zerschnitten.

abzuschleppen und ins Nest-Innere hinein zu transportieren; die im Aeusseren den Blattschneidern so ähnlichen Tiere, für welche man ja deshalb die Untergattung «*Attomyrma*» prägte, stehen demnach auch im Benehmen den Attinen am nächsten. Da mich diese Beobachtung sehr überraschte, suchte ich zunächst einmal die Biologie dieser mir bis dahin ziemlich unbekannten Ameise etwas näher zu untersuchen; sie ergab allerlei Interessantes, sodass ich etwas näher darauf eingehe.

Aphaenogaster testaceo-pilosa Luc., und ebenso nah verwandte Formen, sind sehr wärmeliebend; ich fand sie nur an stark bestrahlten Stellen, so insbesondere nach Süden gelegenen Steil-Felsen. Dort steigen die langbeinigen schlanken Ameisen meist ziemlich langsam umher, um ihre Nahrung zu suchen. Diese besteht in der Hauptsache aus toten Insekten; hat ein Tier etwas Brauchbares gefunden,

so beginnt es sofort mit dem Abtransport. Eine *Aphaenogaster* bemüht sich stets, die gefundene Beute allein heimzuschleppen; sie trägt sie in den erhobenen Mandibeln oder zieht sie auch, wenn zu gross, rückwärts laufend nestwärts, und zwar meist auf ganz geradem Wege; ein Zeichen dafür, dass die Umgebung zunächst genau erkundet wurde. Alarm wird nur im äussersten Notfall gegeben, dann also, wenn die Beute gar zu gross; eine festgesteckte Fliege versuchte z. B. eine *Aphaenogaster* beinahe eine Stunde lang allein zu bewältigen.

Wird doch alarmiert, so sucht jeder Nestgenosse für sich; eine

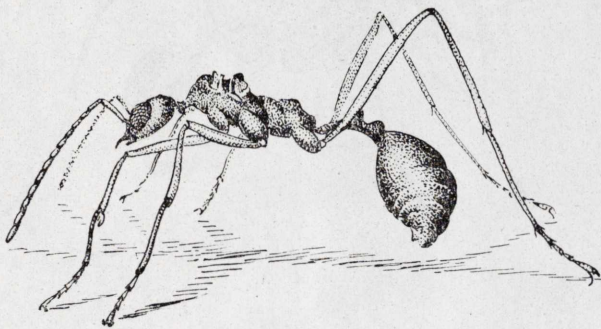


Abb. 9.—Männchen von *Aphaenogaster testaceo-pilosa* Luc., die im Kunstnest oftmals bald nach dem Schlüpfen die Flügel an den ja fast immer auch bei Männchen vorkommenden Bruchgelenken abwarfen.

Spur wird dabei ebenso wenig gelegt wie bei *Messor*. Im Gegensatz zu diesen Körnersammlern beginnt aber eine arbeitslose Nestgenossin sofort mitzuhelfen; d. h. sie packt die Beute der Finderin ebenfalls an, zieht jedoch gelegentlich nach der anderen Seite und erschwert so den Transport. Derartiges kommt ja gelegentlich auch bei anderen Ameisen vor; so konnte ich bei meinem Film über Arbeitsteilung im Ameisen-Staat 2 *Pheidole* aufnehmen, die längere Zeit eine Fliege nach zwei verschiedenen Seiten abzuschleppen versuchten. Bei den meist einzeln schleppenden *Aphaenogaster* kommt ein solches Gegeneinanderarbeiten deshalb sehr oft vor, weil jedes Tier für sich den Weg suchte, nur seine Kennmarken «im Kopfe» hat und auf seine Weise wieder zum Neste zurückkehren will. Dass der Widerstand, der sich dem Abschleppen entgegenstellt, von einem Nestgenossen ausgeübt wird, und nicht etwa von der Beute, merken wir von unserer höheren Warte aus natürlich viel besser als das Tier, sodass der Vorwurf der Dummheit oder des unzweckmässigen Verhaltens nicht immer angebracht ist. In Nestnähe, wo die Wege

dann zusammentreffen, hört das Gegeneinanderarbeiten dann von selbst auf. Dies geschah auch bei dem «künstlichen See-Stern», von dem ich bereits einmal berichtete; d. h. einem sternförmig geschnittenen Stück aus einer Apfelsinenschale, welches ich so in die Wege der

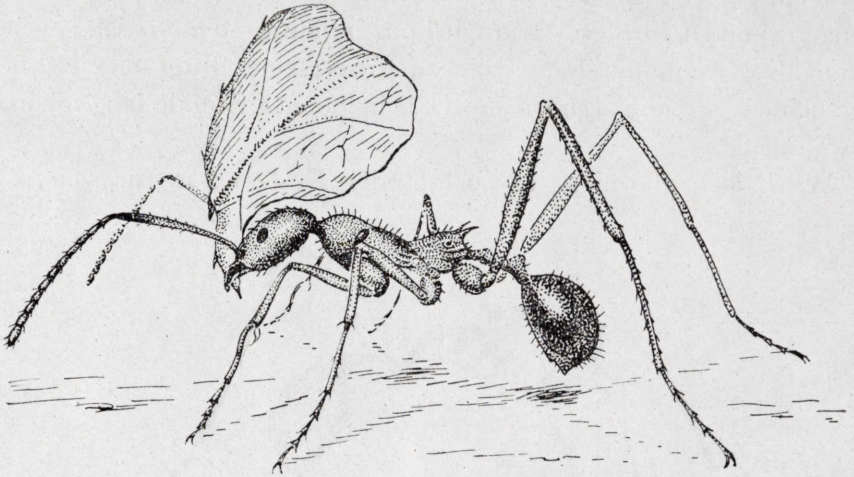


Abb. 10 a.

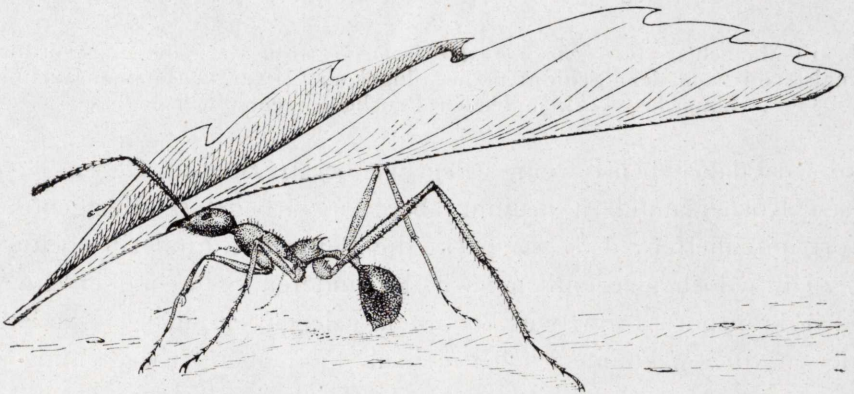


Abb. 10 b.

Abb. 10.—*Aphaenogaster testaceo-pilosa* Luc. schleppten zerschnittene und unzerschnittene Rosenblätter ab. Blatt und Ameise der Abb. 10 b sind in Blanes unmittelbar nach der Beobachtung fixiert worden.

Ameisen legte, dass etwa 4-5 Tiere zu gleicher Zeit nach verschiedenen Seiten zogen. Selbst als eine ungefähre allgemeine Richtung eingeschlagen war - so wie es bei den zunächst auch nach verschiedenen Seiten ziehenden Seestern-Armen der Fall ist - liess sich noch ein Hin- und Her- Zerren beobachten, bis endlich das Nest erreicht wurde.

In Blanes stellte ich solche Versuche mit Orangen-Schalen allerdings zu anderen Zwecken an: ich wollte sehen, was die *Aphaenogaster* eigentlich damit vorhaben. Sie schleppen nämlich auch Nadeln, Aststückchen, Blütenteile u. a. m. von Tannen und anderen Coniferen zum Nest, lassen sie aber aussen liegen, sodass sich um den Eingang und um ihn herum kleine Haufen bilden können wie bei *Formica*-Arten. Die Schalenstücke der Früchte nehmen sie aber ins Innere des Nestes mit hinein; sie kauen daran herum und lecken den Saft. Sie benehmen sich somit ganz ähnlich wie die Attinen, die ja auch Orangenschalen sehr gern einschleppen und, wie mir kürzlich ein Deutsch-Brasilianer schrieb, sogar ganze Früchte zerschneiden. Die aromatischen Substanzen scheinen also als Anlockung zu dienen; vielleicht ist dies auch der Fall bei den Teilen der Coniferen, derart dass sie nur sekundär den Nesteingang verschliessen, so wie dies ja bei patagonischen Attinen (*Acromyrmex lobicornis* Em.) der Fall ist (Goetsch 1939). Ob sich bei *Formica*, an deren Hügel die Nesteingänge von *Acrom. lobicornis* erinnern, etwas ähnliches nachweisen lässt, und damit vielleicht ganz verschiedene Endergebnisse auf eine gemeinsame Ursprungslinie gebracht werden können, ist noch zu untersuchen; bei *Aphaenogaster* zeigten jedenfalls weitere Beobachtungen und Versuche, dass tatsächlich Geruch und Geschmack zum Eintragen, und schliesslich sogar zum Abschneiden von Pflanzenteilen führen können.

So sah ich zunächst in Blanes (31.III., 1.IV.42) *Aphaenogaster* abgefallene, aber noch ganz frische Laub- und Blütenblätter von Rosen und anderen riechenden Pflanzen ins Nest schleppen; das erste Tier, das mir diesen Transport vorführte, ist in Abb. 10 b mit seiner Beute wiedergegeben. Man sieht in dieser Zeichnung, dass die Blätter in ganz derselben Weise getragen werden wie von den Schleppern der Attinen. Hierdurch aufmerksam geworden, versuchte ich nun den *Aphaenogaster* von mir zerschnittene Rosenblätter zum Abschleppen vorzulegen. Es gelang dies bei einigen Tieren, bei anderen nicht. In der Voraussetzung, dass diese Blätter vielleicht nicht den richtigen Anreiz boten, bestrich ich sie mit einer dünnen Zuckerlösung: jetzt wurde jedes Blattstückchen ergriffen und abtransportiert, sodass ich schliesslich mit *Aphaenogaster* einen richtigen Schlepp-Pfad wie bei *Atta* oder *Acromyrmex* herstellen konnte. Die spanischen Ameisen schneiden jedoch noch keine Blätter; und so ging ich einen Schritt weiter, um vielleicht auch dieses zu erreichen. Ein kleiner Rosenzweig wurde mit dünner Zuckerlösung besprengt, in der Art und Weise

wie es ja auch manchmal durch Blattläuse geschieht. Diesen Zweig befestigte ich in einer Ritze der Pflasterung so, dass er fest und aufrecht stand. Es gelang eine *Aphaenogaster* auf ihrem Weg nach dort zu leiten; sie suchte zunächst, wie das ihre Art ist, den Zweig als ganzes wegzuschleppen, und eilte, als es nicht gelang, zum Nesteingang und alarmierte dort einige andere Tiere. Eine Anzahl von Alarmierten kam daraufhin aus dem Nest, und etwa 20 davon auch zu dem Rosenzweig. Sie zerrten ebenfalls erst eine Zeit daran herum; und als dies nicht gelang, begannen sie Blattstücke ab- und auszuschneiden. Durch erneuten Alarm sammelten sich schliesslich immer mehr *Aphaenogaster* am Zweig, und alle begannen nun zu schneiden und abzuschleppen. Ausgeschnittene Blatteile sowohl wie die Art und Weise des Schleppens sind in Abb. 8 und 10 a aufgezeichnet; es geht aus ihnen schon die Aehnlichkeit mit den Attinen hervor. Auch das Endresultat war das gleiche: nach 2 Stunden war der festgesteckte Zweig völlig entlaubt und fast alles, was geschnitten werden konnte, zum Nest geschleppt. Dass auf dem Wege einige Blattstücke verloren gingen und liegen blieben machte das Bild nur noch ähnlicher, sodass ich bei der Dauerbeobachtung manchmal vergass, dass ich es mit spanischen *Aphaenogaster* und nicht mit südamerikanischen Attinen zu tun hatte!

Beobachtungen im Kunstnest, in denen ich die *Aphaenogaster* aus Blanes noch jetzt halte, zeigten dann noch, dass Blatt und Blütenstücke gelegentlich zerbissen werden, um den austretenden Saft zu lecken. Teile von Erdbeeren wurden längere Zeit zerkaut und auf Abfallhaufen geworfen, wo dann gelegentlich Pilze wucherten. Ein wirkliches Zerkauen von Blättern kommt allerdings seltener vor; dies blieb den Attinen vorbehalten, und ebenso der letzte Schritt: Die Kultur der Pilze auf den ausgekauerten Pflanzenteilen, welche die *Aphaenogaster* bisher nicht zu Stande brachten, trotzdem sie Attapilze vorgelegt bekamen. Dass Säfte der Pflanzen für die Attinen lebenswichtig sind, konnte Grüger zeigen (Goetsch-Grüger 1942); sie scheinen mindestens so nötig zu sein wie die Pilze. Denn Reste eines *Acromyrmex*-Nestes, welche im März 1942 durch einen Unfall ihre Pilzgärten verloren, leben bei reichlicher Fütterung mit Zuckerwasser und Insekten auch jetzt noch (Juli 1942) und pflegen die Larven, deren Darm stets gefüllt ist; sie erhalten alle 1-2 Tage frische Blätter von Rosen oder Kohl, die sie eintragen und zerkauen, obwohl kein Pilzgarten vorhanden ist.

Aphaenogaster testaceo-pilosa (Luc.), die Pflanzen schneiden und

Blätter zerbeißen, um Pflanzensäfte zu lecken, aber noch keine Pilze züchten, leben demnach jetzt in Breslau neben *Acromyrmex striatus* (Rog.), die sich ebenfalls so verhalten, aber keine Mistbeete mehr anlegen; sie geben beide Hinweise darauf, wie diese höchste Stufe des sozialen Lebens bei Ameisen entstanden ist. Und sie geben beide auch vielleicht noch Hinweise dafür, warum diese beiden Gruppen vielleicht gerade dazu gekommen sind, Pflanzenteile zu zerbeißen, um deren Säfte zu bekommen: Beide Gattungen haben ausserordentlich kleine Hinterleiber, und vermögen, wie dies besonders *Acromyrmex* zeigte, in ihrem abdominalen Kropf nur wenig Flüssigkeit zu speichern. Haben sie sich zu voll gefressen, so müssen sie das Aufgenommene bald wieder von sich geben, sei es auch durch Erbrechen und Ausspeien, wenn es ihnen nicht durch Nestgenossen abgenommen wird (Goetsch 1939).

Aphaenogaster verhält sich ähnlich. Da diese Ameisen also nicht wie andere in ihrem Kropf eine Speichermöglichkeit haben, müssen sie oftmals Flüssigkeit zu sich nehmen. Sie tun dies durch Zerkauen von Pflanzenteilen, sodass bei den Attinen dann riesige Massen von Resten übrig blieben. Diese sind es dann, welche das Substrat für die Pilzgärten bilden, sodass eine körperliche Eigentümlichkeit vielleicht die Grundlage für die Besonderheit des staatlischen Lebens bildete. Aber auch ohne diese Hypothese sind wir in der Kenntnis dieser komplizierten Fragen weiter gekommen durch die Beobachtung der spanischen *Aphaenogaster*, die sich als Blattschneider und Schlepper erwiesen.

9) Ähnlichkeiten zwischen Ameisen-Gattungen.

Wenn Ähnlichkeiten im Aussehen und Benehmen, wie wir sie zwischen *Aphaenogaster* und *Acromyrmex* fanden, bei Ameisen-Gattungen gleicher Biotope vorkommen, ist es manchmal schwer, die Tiere sofort zu unterscheiden. So gibt es z. B. gerade in Spanien *Camponotus*-Arten, die anderen Ameisen so ähnlich erscheinen, dass man sie leicht verwechselt: eine langsam umhersteigende Kleinarbeiterin von *Camponotus* (*Tanaemyrmex*) kann eine *Aphaenogaster* vertauschen, zumal da beide bei Störung geradeaus rennen bis zu einem Versteck, wo sie ängstlich sitzen bleiben.

Camponotus (*Tanaemyrmex*) *aethiops* Latr., die oft Kraternester bauen, können auch mit *Messor* verwechselt werden, zumal da sie oft

eng nebeneinander bauen; dies war z. B. ebenso der Fall auf der Spitze des Monte Tuoro in Capri wie im Botanischen Garten von Blanes. In Capri war die Verwechslung allerdings deshalb weniger möglich, da die Nachbarn von *Camponotus* am Rande der Macchia rotköpfige *Messor minor* André sind, während die in Spanien in Betracht kommenden *Messor instabilis* dunkle Köpfe haben. Es ist bemerkenswert, dass allem Anschein nach durch die gleiche Farbe auch engere Nachbarschaft möglich ist: in Mallorca und in Blanes kreuzten sich die Wege von *Camp. aethiops* und *Messor instabilis* viel reibungsloser als ich es in Capri je beobachten konnte.

Auffallend rote Köpfe bei schwarzem Körper besitzen auch die *Cremastogaster scutellaris* Ol., und gleichen so in der Färbung den *Messor minor* André; eine Verwechslung der beiden Gattungen kommt bei diesen beiden Myrmicinen weniger vor, da sich die *Cremastogaster* durch ihren herzförmigen in Erregung hochgestellten Hinterleib sofort von *Messor minor* unterscheidet, und ausserdem auch als Baumeise einen anderen Biotop bevorzugt.

Camponotus (Colobopsis) truncatus Spin., die mit *Cremastogaster scutellaris* den Lebensraum teilen und oft in enger Nachbarschaft leben, sind durch Form und Farbe genügend unterschieden, sodass eine Verwechslung nicht möglich ist. Sie erkennen sich auch untereinander als fremd. Die kleinen Staaten von *Colobopsis* suchen zwar, wie wir im folgenden Abschnitt noch sehen werden, aus Einrichtungen und Futterplätzen der wehrhaften Riesenester von *Cremastogaster* Nutzen zu ziehen; sie werden aber von ihnen verjagt, sobald die *Cremastogaster* ihrer ansichtig werden. Dagegen sind insbesondere kleine und mittelgrosse Arbeiterinnen von *Camponotus (Myrmentoma) lateralis* den *Cremastogaster* ausserordentlich ähnlich; sie haben nicht nur rote Köpfe und schwarze Körper, sondern auch ein zugespitztes Abdomen, sodass immer wieder Verwechslungen vorkommen. Die Durchsicht von Material verschiedener Sammler und verschiedener Herkunft ergab bisher in 8 Fällen *Camponotus lateralis* zwischen den *Cremastogaster*. Eine solche Verwechslung wird noch verständlicher, wenn man die *Camponotus* in Kunstnestern beobachtet: sie stellt nämlich gelegentlich das Abdomen hoch, wie das ja auch andere *Camponotus*-Arten manchmal tun. In Einzelfällen fand ich diese Eigentümlichkeit z. B. bei *Camponotus (Tanaemyrmex) aethiops* Latr., aber nur in Spanien, obwohl ich vorher schon sehr viele dieser Ameisen im Freien (in Capri, Ischia und Kärnten), wie auch in Kunstnestern genau beobachtete. Dass die Art des Benehmens sich gerade bei dieser

Ameisengattung ändert, zeigten Beobachtungen an Verwandten in Chile: Im Norden stellten die verschiedenen Rassen von *Camponotus (Tanaemyrmex) distinguendus* Spin. das Abdomen stets hoch, so wie dies auch andere Steppenameisen tun, während es im südlichen Waldgebiet nie geschieht (Goetsch 1940).

Eine Verwechslung von *Camponotus lateralis* mit *Cremastogaster* wird endlich noch dadurch gefördert, dass beide Arten den gleichen Lebensraum besitzen. Dieser ist allerdings bei den kalkliebenden *Camponotus lateralis* enger begrenzt als bei *Cremastogaster scutellaris*. Infolgedessen traf ich sie an der Costa Brava, die in der Hauptsache aus Granit besteht, nicht an, wohl aber in Capri und Ischia. Da beide Arten auch gleiche Futter-Arten bevorzugen, z. B. Blattlaus-Honig, sieht man sie dort regelmässig zusammen; es trifft bei diesen im System weit auseinander stehenden Myrmicinen und Formicinen demnach nicht nur äussere Ähnlichkeit zusammen, sondern auch gleiches Benehmen und gleicher Lebensraum, sodass sich, wohl auf diesen Gleichheiten beruhend, ein Gastverhältnis entwickelte, von dem im Folgenden ausführlicher berichtet werden soll.

10) Eigenartige Gastverhältnisse.

In Capri und Ischia gelang es mir in allerjüngster Zeit (Goetsch 1942), ein ganz eigenartiges Gastverhältnis zu beobachten, das bisher noch unbekannt war; Kleine und mittelgrosse Exemplare von *Camponotus lateralis* Ol. benutzen regelmässig die Wege, welche *Cremastogaster scutellaris* Ol. mit ihrem Dufte spürt. Die Nester beider Ameisen können ganz getrennt von einander liegen, und auch die Futterstellen brauchen nicht gemeinsam zu sein; die *Camponotus lateralis* sind meist nur auf den Geruchsspuren zu Gast und benutzen sie als bequeme Strasse. Sie schieben sich dabei auch auf viel begangenen Wegen zwischen die vom Nest oder vom Futter kommenden *Cremastogaster* und werden, da sie ganz genau so gefärbt sind, von Beobachtern meist völlig übersehen. Die Beobachtungen ergaben weiterhin, dass die «Gastameise» den *Cremastogaster* ausweicht, wenn sie mit ihnen zusammentrifft; sie tritt aber nur ganz ganz wenig zur Seite und schliesst sich dem Zuge wieder an, sobald die durch das Zusammentreffen vielleicht etwas erregte *Cremastogaster* sich beruhigt hat.

Aus einer Reihe von Versuchen ging endlich noch folgendes hervor:

1. Die von einer Spur weggefangene und wieder ausgesetzte Gastameise folgt dem *Cremastogaster*-Weg sofort, sobald sie ihn erreicht.

2. Auch ganz unbekannten *Cremastogaster*-Spuren wird in solchen Fällen gefolgt.

3. Der Spur kann in beiden Richtungen gefolgt werden; ein Tier, welches nestwärts will, benutzt auch eine Spur, die zu einer *Cremastogaster*-Beute führt und umgekehrt.

4. Bei wirklichen Angriffen stellt sich *Camponotus lateralis* tot oder lässt sich herabfallen; wird ein Tier von *Cremastogaster* erreicht, so ist es verloren.

5. Beim Ausweichen vor begegnenden *Cremastogaster* verliert die Gastameise gelegentlich die Spur; sie beginnt sie dann wieder zu suchen. Zusammenfassend lässt sich demnach feststellen, dass *Camponotus lateralis* zu *Cremastogaster lateralis* in einem ganz eigenartigen Gastverhältnis steht: sie folgt den Spuren, welche die Wirtsameisen zu ihrer Beute benützen, und verhält sich damit etwa so, wie manche afrikanische Wildarten, die auf der Spur anderer zur Wasserstelle ziehen. Ein Vergleich mit Schakalen, die der Löwenspur folgen, drängt sich ebenfalls auf. Beide Vergleiche sind indessen nicht zutreffend, da ja *Camponotus lateralis* keineswegs immer die Wege der *Cremastogaster* in demselben Sinne wie diese benützt. Die Spuren der Wirte dienen ihnen vielmehr in erster Linie als Orientierungsmittel, und zwar als eines von vielen. Dies zeigten die Tiere, welche auf den Spuren regelmässig in Richtung zu ihren Nest einschwenkten und dann, wenn sie falsch liefen, dies bald merkten und den Fehler verbesserten. Die Ausnützung des Futterplatzes kommt allem Anschein nach erst in zweiter Linie.

Beobachtungen an den nächsten Verwandten unserer Gastameise, den ganz dunkelbraunen oder schwarzen *Camponotus lateralis* Ol. r. *picea* Leach., gaben wertvolle Hinweise, wie diese neue Art der Vergesellschaftung wohl zu Stande gekommen sein mag. Ich fand diese östliche Form ebenfalls oftmals vergesellschaftet mit den schwarzen *Camponotus aethiops* Latr. und den braunen *Lasius emarginatus* Ol. Eine Benützung von Spur-Wegen kommt deshalb schon nicht in Frage, da *Camp. aethiops* nicht Wege spurt und *Las. emarginatus* nur gelegentlich. Der Trieb, sich an andere Ameisen anzuschliessen, ist demnach vorhanden; es wurde auch schon von früheren Forschern angegeben, dass besonders die kleinen Tiere von *Camp. late-*

ralis gern in der Nähe der Nester anderer Ameisen umherstreifen (Stitz 1939).

Auch das Totstellen konnte ich bei *Camp. lat. picea* beobachten; beim Versuch, sie an Bäumen zu fangen, liessen sich viele Tiere fallen und retteten sich so.

Wir haben hier demnach schon zwei Eigenschaften, die bei den rotschwarzen *Camp. lateralis* für Ausbildung des Gastverhältnisses wichtig erschienen. Der wirkliche Anschluss gerade an *Cremastogaster scutellaris* wurde aber vermutlich durch die gleiche Farbe gefördert. Die *Cremastogaster* orientieren sich, wie frühere Beobachtungen eindeutig ergaben, sowohl mit ihrem Geruchsorgan wie auch mit ihren Augen. Auf viel begangenen Wegen trotten sie gleichsam stur dahin, den Duftspuren folgend, und werden nur aufmerksam, wenn eine Veränderung der Umgebung eintritt (Goetsch 1934).

Eine Arbeiterin von *Cremastogaster* wird, wie wir sahen, unruhig, wenn sie auf eine Gastameise trifft; den Beobachtungen nach geschieht das bei Berührung mit den Antennen, d. h., es werden die Geruchsorgane gereizt. Tritt der Gast dann beiseite und damit heraus aus dem Bereiche der tastend riechenden Fühler, so wird er natürlich von den jetzt suchend umherblickenden Tieren umso weniger als fremd erkannt, je mehr er eigenen Nestgenossen gleicht. Die *Cremastogaster* sieht dann eine still sitzende Ameise von gleicher Färbung wie ihre Nestgenossen und beruhigt sich. Dass von den Insektenaugen Farben gut, feinere Struktur-Unterschiede dagegen schlecht gesehen werden, ist ja bekannt. Für eine solche Auffassung spricht auch, dass Gross-Arbeiter (Giganten), die 7-8 mm erreichen, bisher nicht als Mitläufer von *Cremastogaster* beobachtet wurden. Es ist möglich, dass diese eher erkannt und verfolgt und auf diese Weise abgeschreckt wurden, sich dem Zuge anzuschliessen.

Ob für die rotschwarzen *Camponotus lateralis* die gleiche Färbung von *Cremastogaster* einen Anreiz bietet, sich gerade diesen Tieren anzuschliessen, ist vorläufig nicht feststellbar. Das Verhalten von *Camp. lat. picea* spricht etwas dafür, und es ist daher durchaus möglich, dass diese gleiche Färbung die Gewohnheit gefördert hat, die Duftwege der Wirtsameise als richtunggebenden Faktor der Orientierung mit heranzuziehen. Untersuchungen im Experiment sowie an anderen Orten, wo *Camponotus lateralis* vorkommt, können diese Frage vielleicht später einmal erklären.

Während meiner Reise in Spanien hatte ich Gelegenheit, die Ergebnisse von Capri und Ischia zu bestätigen und zu erweitern.

Lebende *Camponotus lateral**is* traf ich allerdings leider nicht an, so sehr ich danach suchte; die Costa Brava mit ihrem Untergrund von Urgestein bietet nicht die geeignete Umwelt für diese Ameisen, welche kalkliebend sind. Unter dem Material des Instituto Español de Entomología fand ich dagegen *Camponotus lateral**is* einige Male; und zwar in der Sammlung Escalera aus Marokko (Mogador) und aus der Umgebung von Ciudad Real und von Madrid. Im ersten Falle handelt es sich um eine Sammel-Serie von 25 Tieren, 9 Weibchen und 16 Arbeiterinnen. Von diesen Arbeiterinnen waren 14 *Cremastogaster scutellaris*, und zwischen ihnen befanden sich 2 *Camponotus lateral**is* (6-4 mm gross; die *Cremastogaster* massen 3-4 mm, übrigens sämtlich heller als in Europa). Die Tiere waren demnach gemeinsam gesammelt worden, und auch beim Präparieren hatte man nicht gemerkt, dass es sich um zwei verschiedene Arten handelte; ein neues Zeichen dafür, wie ähnlich sich diese Vertreter zweier verschiedener Unterfamilien sind.

Von *Camponotus lateral**is picea* befanden sich in der Sammlung Madrid Exemplare aus Dalmatien; diese Abart erwies sich somit auch hier als östliche Form.

Weit interessanter als diese Feststellungen an präpariertem Material waren Beobachtungen in Blanes und S'Agaró, die zeigten, dass *Camponotus lateral**is* nicht die einzige Ameise ist, welche die Wegspuren der *Cremastogaster* benutzt.

Die Korkeichen der Costa Brava bilden ein Biotop besonderer Art; man findet dort fast stets Ansiedlungen verschiedener Baumameisen, welche in dem weichen Material ihre Gänge und Nistkammern anlegen. Die häufigste und für den Kork gefährlichste Art ist, wie schon erwähnt, *Cremastogaster scutellaris*, mit oft riesigen Staaten.

Neben gelegentlichen Besuchern der Bäume, wie verschiedenen *Camponotus*-Arten, *Pheidole pallidula* u. a. kommen aber auch Nestanlagen von *Leptotorax tuberculatus* Fab., von *Lasius brunneus* Latr. und *Las. emarginatus* Ol. vor, sowie die von *Camponotus (Colobopsis) truncatus* Ol. Es gab in der Umgebung von Blanes und S'Agaró kaum eine Korkeiche, an welcher man vergeblich nach diesen sonst recht seltenen Ameisen suchte; ich konnte ihre Lebensweise infolgedessen sehr gut beobachten. Die Tiere sind im allgemeinen recht scheu; wenn sie gestört werden, verkriechen sie sich eilig in den Spalten des Korks und bleiben dort einige Minuten ohne jede Bewegung ruhig sitzen. Bei stärkerer Störung lassen sie sich fallen und stellen sich danach oft tot. Die Nester werden im Kork selbst angelegt; in die Nistkam-

mern führen Gänge, die, wie bekannt, an ihren ganz engen Eingangsöffnungen von den Ameisen selbst, insbesondere von den grösseren «Soldaten» mit den abgestutzten Köpfen, blockiert und gleichsam verstöpselt werden können. Eidmann veröffentlichte von einem solchen verstöpselten Eingangsloch eine sehr schöne photographische Aufnahme (1926).

Die Nahrung der *Colopsis* besteht in tierischen und pflanzlichen Stoffen; süsse Säfte, insbesondere die von Blattläusen, werden in Massen im abdominalen Kropf aufgenommen, sodass heimkehrende Tiere, die sich an einer Nahrungsquelle vollgefressen haben, den Eindruck unvollkommener kleiner «Honigtöpfe» machen können.

An diese biologischen Besonderheiten musste erinnert werden, wenn wir das Zusammenleben mit *Cremastogaster scutellaris* betrachten wollen, das sich recht eng gestalten kann. Natürlich gibt es auch viele Bäume, die nur von der einen oder nur von der anderen Art bewohnt sind; in Korkeichen-Wäldern von Blanes, sowie in der von einzelnen Bäumen, bestandene Steppenregion in S'Agaró fanden sich meist beide Formen gemeisam, und zwar so, dass die Wege sich dauernd kreuzten, oder Nesteingänge von *Colobopsis* unmittelbar neben *Cremastogaster*strassen lagen. Man versteht in solchen Fällen besonders gut die Verstöpselung der Nesteingänge; ohne eine solche Vorkehrung würden die angriffslustigen *Cremastogaster*, wohl bald über den kleinen Staat der *Colobopsis* Herr geworden sein, auch wenn es ihnen infolge ihrer Grösse schwer fällt, in die für sie etwas zu engen Gänge einzudringen. Beim Zusammentreffen beider Arten weicht *Colobopsis* regelmässig aus und wird gelegentlich von *Cremastogaster* heftig verfolgt; das Verstecken in Korkrinde sowie das Fallenlassen bei stärkeren Angriffen erweist sich dann als gute Schutzmassnahme.

Mit Hilfe dieser besonderen Eigentümlichkeiten vermag *Colobopsis* mitten im Gelände der überlegenen *Cremastogaster*-Ameise zu leben und sich dann endlich sogar die Einrichtungen der Gegner zu Nutze zu machen.

Wie dies geschieht, mögen einige genauer protokollierte Freilandversuche zeigen:

Am 31.III. wurde an einer Korkeiche zwischen S'Agaró und San Felíu einer *Colobopsis* feuchter Zucker vorgelegt. Sie erschrak zuerst, begann aber dann vorsichtig zu fressen (10.05 Uhr). Vom Zucker aus wurden dann einige kleines Erkundungswege ausgeführt, die immer wieder zum Futter zurückführten. Bis 10.25 Uhr hatten sich bei dem Zucker 5 *Cremastogaster* eingefun-

den, deren Strasse in nächster Nähe vorbei lief, ohne dass es zu Störungen kam. Die vollgefressene *Colobopsis* begann sich jetzt vorsichtig an den *Cremastogaster* vorbeizudrücken, und lief am Baume aufwärts. Auf diesem Wege, der etwa $3/4$ Meter genau verfolgt werden konnte, benützte das Tier mindestens 25 cm lang die *Cremastogaster*-Spur.

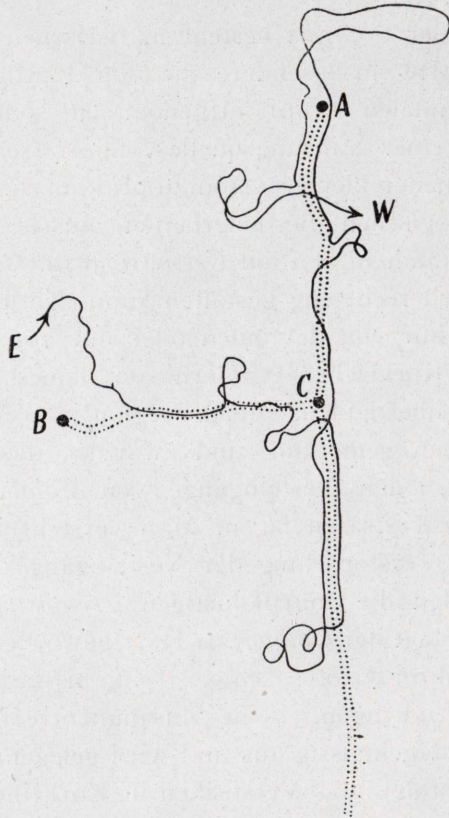


Abb. 11.—Die Benutzung der Wegspur von *Cremastogaster scutellaris* Ol. durch *Colobopsis truncata* Spin., A, B, C = Eingangslöcher zum Nest von *Cremastogaster*. Gestrichelt = Wege von *Cremastogaster*. Ausgezogene feine Linie = Weg einer *Colobopsis*, die der *Cremastogaster*-Spur in weitem Masse folgt (Nicht eingezeichnet sind die «Seiten-Sprünge» der *Colobopsis* bei Begegnung mit *Cremastogaster*). Bei E wurde das Tier erstmalig beobachtet, bei W weggefangen. (Aus technischen Gründen sind die Wege von *Colobopsis* oft nicht in, sondern neben die gespurten Wege von *Cremastogaster* gezeichnet.)

Während dieser Beobachtungen kam, der nur ganz wenig begangenen *Cremastogaster*-Spur 75 cm exakt folgend, eine zweite *Colobopsis* den Baum abwärts. Sie lief, die Spur nicht verlassend, an den fressenden Tieren in etwa 1 cm Entfernung vorbei, kehrte dann, von mir gestört, wieder um und lief nun auf der Spur in gleicher Weise aufwärts.

Durch Alarmierung hatte sich die Zahl der *Cremastogaster* bis 11.45 Uhr gewaltig an der Futterstelle vermehrt; auch einige *Colobopsis* fanden sich ein

und begannen zu fressen, von *Cremastogaster* stets stark gestört und verjagt. Sie versuchten sich dann immer wieder an weniger belebten Stellen einzuschieben und möglichst schnell ihren Kropf zu füllen. Ein Alarm der *Colobopsis* liess sich hier nicht beobachten, wohl aber bei einem zweiten Versuch: Die vom Futter kommenden Tiere stiessen begegnende Nestgenossen an, und diese begannen daraufhin eifrigst zu suchen. Amüsant war zu sehen, wie bei solchen Begegnungen die *Colobopsis* sich gelegentlich ähnlich benahmen wie bei einem Zusammentreffen mit *Cremastogaster*: sie machten einen Sprung zur Seite, bis sie sich von der Harmlosigkeit der Nestgenossin überzeugt hatten.

Am gleichen Tage konnte an einer anderen Korkeiche ein ähnlich verlaufender Versuch durchgeführt werden, und tags zuvor war es schon möglich gewesen, die Benutzung der *Cremastogaster*-Spur durch *Colobopsis* in einer Zeichnung festzuhalten (Abb. 11). Man sieht aus der Abbildung, wie eine solche auf Erkundung befindliche Ameise die Spur bei ihren Wegen immer wieder aufsucht und streckenweise auf ihr entlang läuft, ohne blindlings zu folgen, d. h. sich so benimmt wie andere Ameisen auf eigener Spur, die ja ebenfalls besonders dann zu Seitenwegen verlassen wird, wenn die Ameise nicht Bestimmtes sucht.

Wie ist dieses Spurfolgen von *Colobopsis* nun zu erklären? Besteht vielleicht ein besonderer Instinkt, die Wege von *Cremastogaster* zu benützen? Meine Versuche sprechen nicht dafür. So wurde z. B. eine *Colobopsis* von einem Baume ohne *Cremastogaster* weggefangen und an einem anderen ausgesetzt, auf dem sich eine auch von den dortigen *Colobopsis* begangene *Cremastogaster*-Strasse befand (Abb. 12). Das Tier kümmerte sich weder beim aufgeregten ersten Umherlaufen noch bei der später entstandenen ruhigen Orientierung um die *Cremastogaster*-Strasse, und ebensowenig um die Nesteingänge oder vielleicht zwischen ihnen vorhandene Duftspuren der anderen *Colobopsis*; es orientierte sich so wie stets in unbekanntem Gelände.

Solche Beobachtungen wiesen den Weg, wie vielleicht die Benutzung der Spur anderer Ameisen erklärt werden könne, und ein durch glücklichen Zufall nach Breslau gekommenes Nest von *Camponotus lateralis* gab Gelegenheit zu untersuchen, wie diese Ameisen sich künstlichen Spuren gegenüber benehmen.

Etwa 60 *Camponotus lateralis*, die sich mit Brut sowie geflügelten Weibchen und Männchen in einem mir aus Ischia zugesandten Holzstück befanden, wurden in einem grossen Gipsnest angesiedelt, an dessen Seite sich eine Arena von 14,5 cm Länge und 21 cm Breite befand (Abb. 13). Nach Eingewöhnung wurde zunächst festgestellt, wie diese Ameisen zum Futter finden. Diese Vorversuche ergaben folgendes:

1) *Camp. lateralis* orientiert sich im unbekannten Gelände sehr rasch. Es werden in üblicher Weise vom Nestausgang erst kleine, dann immer grössere Ausflüge unternommen, und trotz stärkerer Nervosität, welche die Beobachtung der Wege manchmal erschwert, verlaufen sich die Tiere nicht, sondern finden schnell wieder ins Nest zurück.

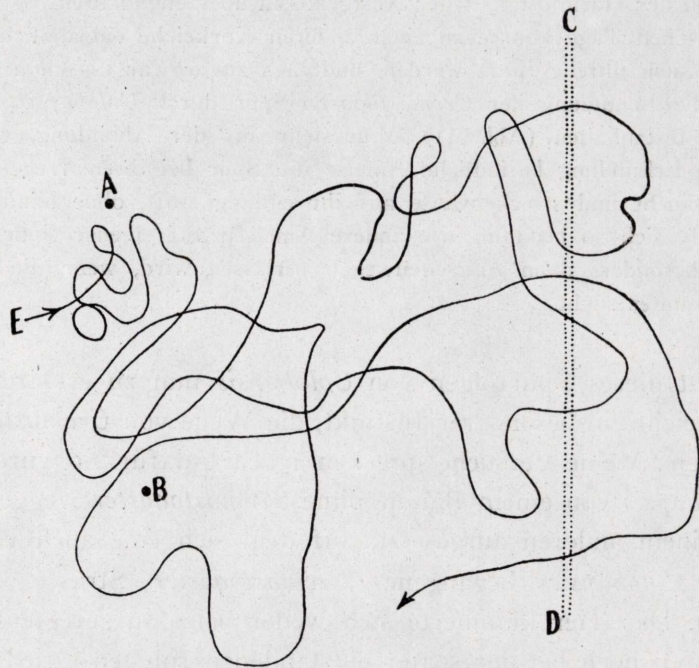


Abb. 12.—Weg einer *Colobopsis truncata*, die nicht an die Benutzung von *Cremastogaster*-Spuren gewöhnt war, auf einer fremden Korkeiche. Gestrichelte Linie = *Cremastogaster*-Spur; (C, D) ausgezogene feine Linie = Weg von *Colobopsis*, die bei E auf die Kork-Eiche gesetzt wurde. A u. B Eingangslöcher zum *Colobopsis*-Nest.

2) Eine Finderin, die auf Nahrung (Zuckerwasser) stösst, saugt sich einige Minuten voll; dazwischen umkreist sie gelegentlich die Futterstelle.

3) Eine heimkehrende Finderin kann im Nestinneren alarmieren.

4) Die Alarmierten laufen aus und suchen für sich in den verschiedensten Richtungen. Es fehlt jedes Anzeichen dafür, dass die Finderin eine Spur legt. Die Futterstelle, von der aus der Alarm erfolgte, wird nur durch Zufall gefunden.

5) Lediglich in der Umgebung des Futters, das die Finderin oftmals umkreiste, hoben die Alarmierten die Fühler und begannen

eifrig zu suchen; hier schienen geringe Duftmerkmale gespürt zu werden, wohl von der Finderin herrührend, welche durch das Umkreisen die Futterstelle «heimisch» gemacht und so gewissermassen als «Eigentum» erklärte. *Camponotus lateralis* benahm sich demnach ganz ähnlich wie andere Formicinen. Als Besonderheit wäre noch zu erwähnen, dass sie nach ausgedehnten Orientierungswegen oft plötz-

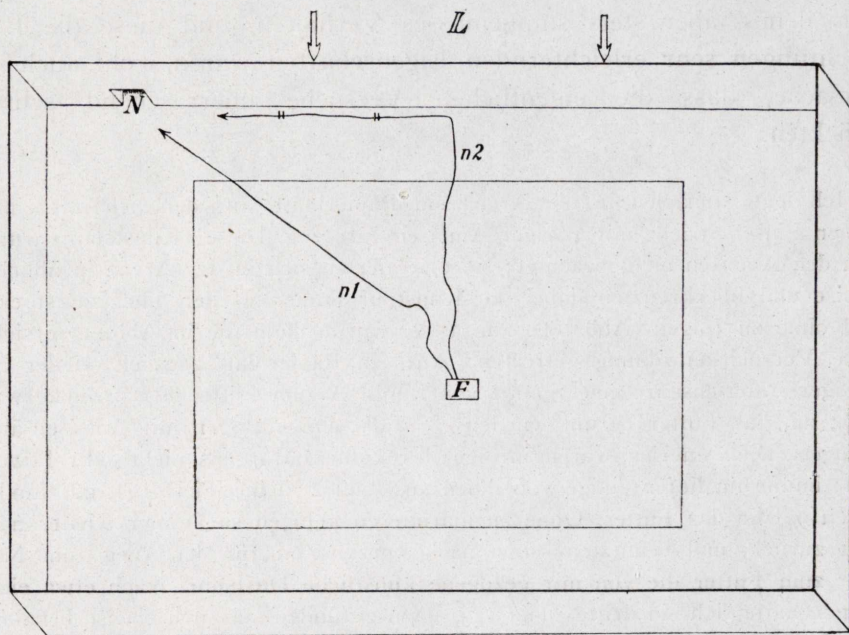


Abb. 13.—Orientierung von *Camponotus lateralis* in einer Arena von 33:21 cm Grösse. N = Nest-Eingang (= 2:1,5 cm. gross). L = Lichteinfall in Richtung der Pfeile. In der Arena liegt ein Blatt Papier von 21:14,5 cm Grösse mit Futter (= Zuckerwasser) bei F.; n 1 = Weg eines Tieres, das bei der Rückkehr von Futter F nach kurzem Orientierungsweg den dunklen Nesteingang N ansteuert. n 2 = Weg eines andern Tieres, das von Futter F zunächst in Richtung des Lichteinfalles wandert und dann sich an die Arena-Wand «anhängt», um sich dadurch zum Nesteingang leiten zu lassen. Bei den senkrechten Strichen blieb es stehen und versuchte, ob es hier schon an der Stelle des Nesteinganges N angelangt sei.

lich Ruhestellung einnahmen und so viele Minuten sitzen blieben. Aufgescheucht eilten sie dann zum Nesteingang; es war das Sitzenbleiben demnach nicht etwa als Unsicherheit aufzufassen.

Die Vorversuche zeigten weiterhin, wie die Orientierung erfolgt. Eine der Ameisen lief dann, wenn sie heimwärts eilte, stets, wie in Abb. 13 (unter n 1) dargestellt ist, d. h. dem Lichte zu, das von oben einfiel, bis zum Rande der Arena. Dort bog sie nach links ein und folgte dem Arena-Rand. Manchmal

blieb sie stehen und tastete die Wand ab; man hatte unbedingt den Eindruck, als ob sie nachfühlte, ob der Nesteingang schon erreicht war. (vergl. Abb. 13). War das der Fall, so bog sie ohne Zögern ein. Ein anderes Tier (n 2) verhielt sich etwas anders: Es steuerte gradlinig den Nesteingang an, der durch seine Lage und Grösse (2: 1,5 cm) dem Tier schon von weitem als grosse dunkle Fläche erscheinen musste.

Die Versuche zeigten immer wieder ein individuell recht verschiedenes, aber stets sinngemässes Verhalten, und diese die Beobachtungen sehr erleichternden Eigenschaften waren wohl auch die Ursache, dass die eigentlichen Versuche überraschend schnell glückten.

Ich legte zunächst in die Arena ein Papierblatt, auf dem ich mit einem feinen Pinsel Striche mit 4 %iger Ameisensäure zog. Diese «Kunstspur» wurde von den Ameisen nicht beachtet; sie orientierten sich in der Arena in üblicher Weise und überkreuzten dabei die Kunstspur immer wieder, ohne zu stocken und ohne zu folgen (Abb. 14). Am 15.V. wurde dann die in Abb. 15 ersichtliche Versuchsanordnung getroffen: Auf ein Papierblatt zog ich wieder mit 4 %iger Ameisensäure eine Spur I von Punkt A zum Futter F (= Zuckerwasser); um das Futter herum wurden ebenfalls einige Bögen mit Ameisensäure gezogen. Die Ameisen waren infolge des kühlen Morgens nicht sehr beweglich; immerhin liefen einige von ihnen aus, und 2 kleine Tiere (g1, g2) fanden gegen 9 Uhr das Futter. Ohne zu alarmieren kehrten sie immer wieder nach dort zurück, und benutzten schon nach kurzer Zeit für den Weg zum Nest oder zum Futter die von mir gezogene künstliche Duftspur. Nach etwa einer Stunde hatte sich ein drittes Tier (g3) dazu gefunden, das sich ebenso benahm; eine kleine Arbeitsgruppe war somit gebildet.

Durch Erwärmen des Nestes wurden die Ameisen lebhafter, und 10²⁵ erfolgte der erste Alarm. 6 Tiere liefen aus, alle sichtlich suchend; keines kümmerte sich um die Spur, sooft sie dieselbe auch querten. Eine der Ameisen fand dann zufällig, von hinten kommend, zum Futter und frass sich voll. Bei der Heimkehr wurde die Spur ebenfalls unbeachtet gelassen, der Weg zum Nest aber schnell gefunden.

Als einmal alle Tiere der Gruppe (g1, g2, g3), die währenddessen stets der Spur I gefolgt waren, sich im Neste befanden, zog ich die Spur II, und zwar absichtlich mit einem weiter nach links führenden Bogen. Die wieder erscheinenden Ameisen folgten jetzt dieser neuen Spur.

Bei einem zweiten Alarm (11⁰⁵ Uhr) kamen 8 *Camponotus* aus dem Nest. Sie liefen sehr erregt umher, bestiegen die Wände der Arena und kreuzten wiederholt die Spuren. Auch sie liessen diese Duftmerkmale, die für ihre Nestgenossen als Richtungsweiser dienten, völlig unbeachtet, ein Zeichen dafür, dass die Sammler ihrerseits keinerlei Geruchsspuren gelegt haben konnten. Als auch hier wieder eine Ameise zufällig zum Futter gefunden hatte und heimkehrte, war das Benehmen des Neulings deutlich unterscheidbar gegenüber den ruhigen Bewegungen der alten Gruppe, deren Tiere immerzu stets die Duftspuren benutzten, manchmal die eine, manchmal die andere.

Als ein Tier dieser alten Arbeitsgruppe beim Futter den Kropf füllte, drehte ich das Papier ein wenig und verschob es nach rechts; das dadurch gestörte Tier lief heimwärts und folgte dem Wege I trotz seiner neuen Lage. Beim Neuerscheinen mussten die Tiere der Arbeitsgruppe dann einige Zeit

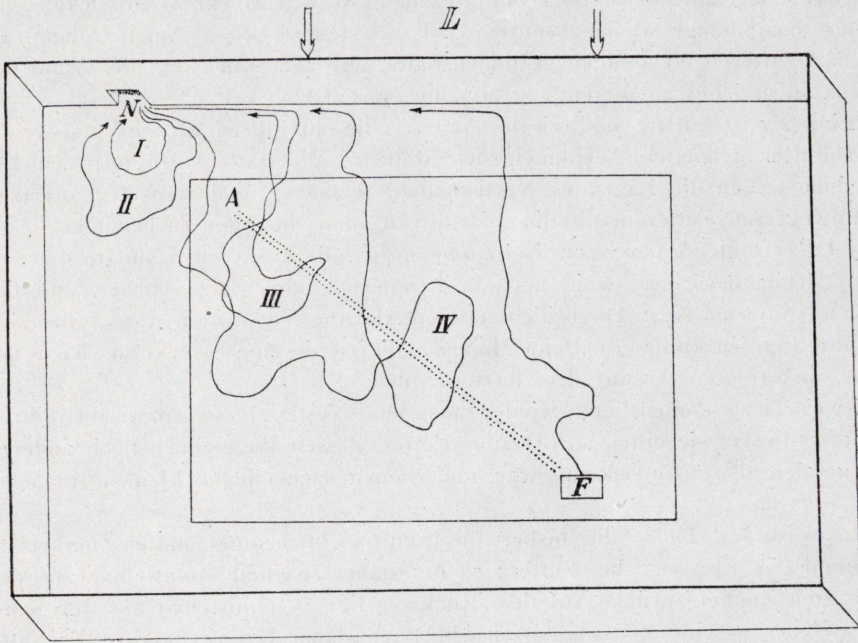


Abb. 14.—Arena des Nestes *Camponotus lateral*is wie bei Abb. 13; auf dem Papierblatt ist in ungefähre Richtung vom Nest zum Futter (A, F) eine Kunstspur mit 4%iger Ameisensäure gelegt (= gestrichelte Doppellinie). I-IV Erste Orientierungswege einer *Camponotus lateral*is; das Tier erkundet wie üblich zuerst in nächster Nähe des Nesteinganges dann in grösserer Entfernung. Vom III. und IV. Ausmarsch an wurde als Merkmal die Kante der Arena benutzt. Die Kunstspur A F blieb unbeachtet. Die weiteren Orientierungswege sind nicht eingezeichnet, sondern lediglich der Rückweg zum Nest, nachdem der Futterplatz F gefunden war: Es wurde hier die Kante der Arena (Richtung Lichteinfall) angesteuert, so bekanntes Gelände und an diesem Merkmal entlang das Nest erreicht.

suchen und sich der neuen Lage anpassen; stets folgten sie aber sofort dem Wege I oder II, sobald sie darauf stiessen, und zeigten so auf das deutlichste, dass sie dieselben als Richtungsweiser benutzten.

Am Tage darauf suchte ich noch Aufschluss darüber zu bekommen, wie die *Camponotus* dazu kommen, als Merkmal für ihre Orientierung eine von mir gezogene Geruchsspur zu benutzen, die sie zunächst ja gar nicht beachteten. Es wurde demnach der Versuch mit einem bespurten Papierblatt wiederholt. Die Beobachtungen zeigten erneut, dass zuerst der mit Ameisensäure gezogene Strich unberück-

sichtigt blieb; sie zeigten aber auch, wie sich ein Orientierungsmerkmal ausbildet.

Bei den Erkennungswegen, die in Abb. 14 gezeichnet sind, sieht man deutlich, wie die Kante der Arena sich zu einem solchen Merkmal entwickelt, das später dann immer wieder benutzt wird. So steuerte diese Ameise, dann, als sie das Futter bei F endlich gefunden hatte, auf dem Rückweg die Wand der Arena an und lief an ihr entlang bis zum Nest. (Abb. 14).

Eine zweite, dritte und vierte Ameise, die auf ihren Orientierungswegen zum Futter gelangten, benahmen sich ähnlich; alle hatten sich auf den Erkundungswegen die Lage des Nesteinganges gemerkt, und steuerten auf dem Heimweg vom Futter unmittelbar darauf zu, ohne die Spur zu benützen.

Jetzt erfolgte Alarm; von drei *Camponotus*, die ausliefen, benutzte die eine sofort Teile der Spur, wohl noch in Erinnerung vom Tage vorher, und lief auch auf ihr zum Nest. Die beiden anderen Alarmierten suchten eifrig, ohne sich um die Spur zu kümmern. Beim Heimweg liefen sie eine Strecke neben der Spur, und folgten ihr auf dem letzten Stück.

Zwei Tiere kamen jetzt wieder aus dem Nest, wo sie inzwischen ihren Kropf entleert; sie eilten sofort zum Futter, dessen Lage ihnen nach anderen Merkmalen also noch bekannt war, und kamen nach einigen kleinen Irrwegen auch dort an.

Eines dieser Tiere, die bisher die Spur nicht benützt hatten, umkreiste während des Fressens das Futter; es lief dabei zweimal unmittelbar auf der Spur zum Zucker zurück. Auf dem Rückweg lief es unmittelbar auf der Spur, auf welcher es eine Zeitlang sitzen blieb, um dann weiter zu eilen. Es hatte jetzt also als Merkmal kennen gelernt.

Von drei *Camponotus*, die bald darauf wieder zum Futter liefen, benutzte das eine Tier die Spur sofort; das andere lief erst 3 cm von der Spur entfernt und orientierte sich dann etwas. Als es dabei auf die Spur kam, bog es sofort darauf ein und folgte ihr. Das dritte Tier benahm sich ähnlich; auf dem Heimweg wurde die Spur aber vernachlässigt. Die übrigen beiden benützten aber auch nestwärts das nun neu als Richtungsweiser angenommene Geruchsmerkmal und folgten, wie auch ein Mitbeobachter feststellte, der Spur auf das genaueste.

Aus den Versuchen geht hervor, wie die Ameisen die zuerst unbeachtete künstliche Spur nach und nach als Merkmal beachteten. Sie orientierten sich zunächst nach dem Lichteinfall und anderen optischen Kennzeichen; da sie aber auf dem Wege zur Nahrung oder zum Nest sowie bei Orientierungswegen um die Futterquelle herum mit der von mir gezogenen Spur immer wieder in Berührung kamen, nahmen sie diese als Merkmal hinzu. Sie «hängten sich an sie an», um ein Bild zu benützen, das ja auch von dem Folgen eines Lichtstrahles oder dem Entlanglaufen einer Kante gebraucht wird, und erleichterten sich so die Aufgabe.

Um dies Verfolgen der Geruchsspur noch einmal in etwas anderen Form zu belegen und gleichzeitig etwaige Einwände zu entkräften, wechselte ich das Papier aus gegen ein neues, bei dem ich, wie aus Abb. 16 hervorgeht, einen Bleistiftstrich zog wie auf dem weggenommenen Blatt, daneben aber eine zweite nach rechts abzweigende Linie zog, die ich mit Ameisensäure überzog,

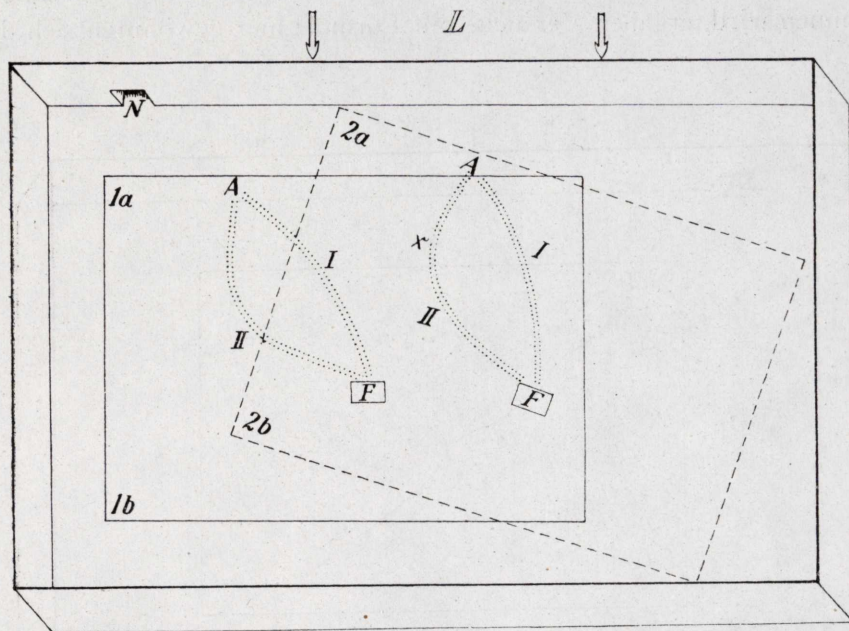


Abb. 15.—Arena des Nestes von *Camponotus lateralis* wie bei Abb. 13. 1a-1b linke Kante des Papierblattes bei seiner ersten Lage. Von A über I nach F (= Futterplatz = Zuckerwasser) war mit 4%iger Ameisensäure eine erste Kunstspur gelegt, welcher die Ameise folgte, nachdem sie das Weg-Merkmal kennen gelernt hatte. Später wurde eine zweite solche Kunst-Spur von A über II nach F. gelegt, der die Ameisen ebenfalls sofort folgten. Bei einer geringen Drehung (nicht eingezeichnet) ergab sich keine Änderung des Verhältnisses. Bei stärkerer Verschiebung und Drehung des Papiers (linke Kante = 2a-2b) verliessen die Ameisen auf dem Rückweg zum Nest die Spur bei X, d. h. an der Stelle, wo sich dieselbe nach der anderen Seite wandte; sie folgten ihr also nicht blind, sondern benutzten sie nur als bequemes Merkmal (so wie auch in der Natur die *Cremastogaster*-Spur).

Futter wurde nicht gereicht. Drei auslaufende *Camponotus* folgten dieser Kunstspur; ein viertes Tier, bei dem ich den Vormarsch nicht feststellen konnte, lief der Spur heimwärts nach, als es auf sie stiess.

Diese Tiere bewiesen damit, dass nicht etwa das Bild oder der Geruch der Nahrung sie zur Futterquelle lockte, denn diese fehlte ja; sie zeigten weiterhin, dass sie nicht den Bleistiftstrichen folgten, denn der ungespurte Strich blieb unbeachtet; und sie machten endlich auch den Einwurf zunichte, es wäre vielleicht von den FINDERINNEN

eine Spur gelegt, die zufällig mit der Kunstspur zusammenfiel. Es war allein der mit Ameisen-Säure von mir gezogene Strich, dem die *Camponotus* folgten, nachdem sie ihn als bequemes, führendes Merkzeichen kennen gelernt hatten.

Dass nicht nur Ameisen-Säure als richtende Geruchsspur angenommen wird, ergaben Versuche mit Formol; hier gewöhnten sich die

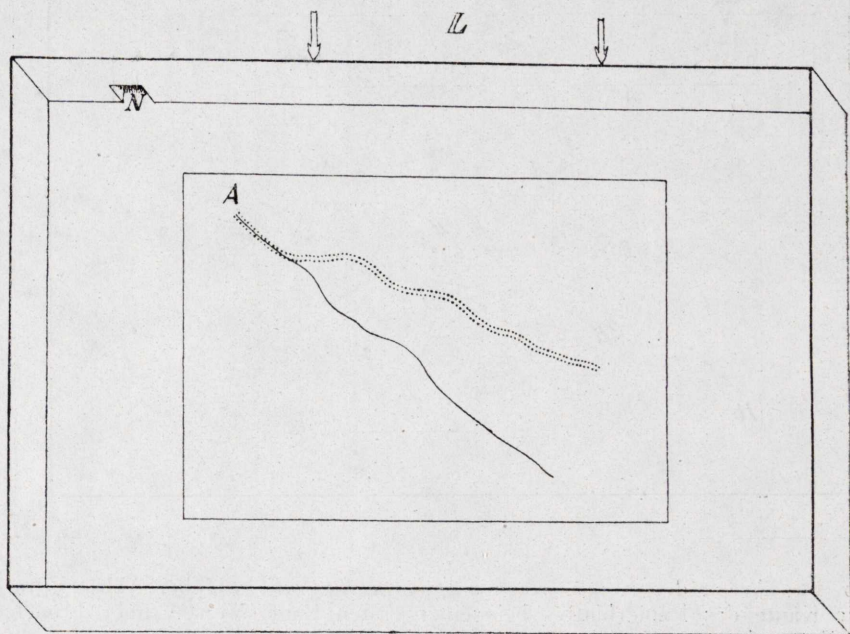


Abb. 16.—Arena des Nestes von *Camponotus lateral*is wie bei Abb. 13. Nach Gewöhnung der Ameisen an die Kunstspur als Weg-Merkmal wurde ein neues Papier mit einer Spur (= gestrichelte Doppellinie) eingelegt. Die einfache Linie von A nach links war nur ein Bleistiftstrich. Die Kunstspur wurde von 3 auslaufenden *Camponotus* beim Ausmarsch von einem Tier beim Rückweg benutzt; die Bleistiftlinie blieb unbeachtet (Näheres im Text).

Ameisen noch viel schneller daran, den von mir mit 2-5 %iger Formollösung gezogenen Strichen zu folgen.

Dienten diese Geruchsspuren nun als einziger Richtungsweiser? Schon das ganze Benehmen bei der Orientierung spricht dagegen, und noch mehr ein Versuch, den ich mit dem Papier der Abb. 15 durchführte: ich drehte dieses Papier, als sich ein Tier der Arbeitsgruppe am Futter befand, und zwar so, dass es die schräge Lage der Abb. 15 einnahm (linke Kante bei 2 a-2 b). Auf dem Rückmarsch lief dieses Tier dann dem Wege II nach, aber nur bis x; dann bog es noch links ab und lief mit nur geringem Stutzen in den Nesteingang

hinein. Es benahm sich damit so wie andere Ameisen-Arten, welche ihre eigene Spur verliessen, wenn sie in einem zu grossen Winkel gedreht wurde, oder wie *Camponotus lateralis* sowie *Colobopsis truncata* im Freien, die einem *Cremastogaster*-Weg nur solange folgten, als er als Richtungsweiser zum Nest oder zum Futter in Betracht kam.

Camponotus lateralis und *Colobopsis truncata*, auch noch durch andere biologische Merkmale zum Zusammenleben mit anderen Formen besonders geeignet, benutzen demnach die *Cremastogaster*-Spur als ein Kennzeichen, wie wohl auch noch manche andere Duftmarken: Sie lernen an ihnen, und zwar jedes Tier für sich, Merkmale für Wege vom Nest und zum Nest kennen und orientieren sich an ihnen, so wie sie es auch mit optischen oder taktilen Merkzeichen tun. Sie lernen dann aber auch wohl bald aus Erfahrung, dass die Wege der *Cremastogaster* zu Futterquellen führen und assoziieren so Duftindrücke mit Nahrungsfinden. Es handelt sich demnach bei diesen Ameisen, welche allen Beobachtungen nach keine ausgeprägten Spuren legen, um eine Art von Selbstdressur, die den Duftdressuren der Bienen an die Seite gestellt werden können: Diese assoziieren ja Duft und Nahrung auch in Fällen, in welchen die Düfte mit dem Futter unmittelbar nichts zu tun haben, wie die Versuche von Frisch (1941) zeigten. Das Verhalten dieser beiden staatenbildenden Insekten erweist sich demnach auch hier als gleich, nur eben dadurch modifiziert, dass wir es bei den Ameisen im Gegensatz zu dem «Fliegerstaat der Bienen» mit einem an den Boden gebundenen «Fussvolk» zu tun haben (Goetsch 1940).

Für die Entwicklung der Gastverhältnisse aber haben wir in dem Zusammenleben, dessen Zustandekommen hier geklärt werden konnte, neue niedere Vorstufen vor uns: *Colobopsis truncata* und *Cremastogaster scutellaris*, einander kaum ähnlich, vermögen einen verhältnismässig engen Lebensraum zu teilen, da sie auf Grund besonderer biologischer Eigentümlichkeiten einander nichts anhaben können. Die schwächere Art benützt dabei oft Einrichtungen des kräftigeren Staates — die Wegespuren —, und nimmt gelegentlich teil an ihren Futterquellen, wird aber in beiden Fällen angegriffen und verjagt:

Eine Vernichtung der «Gastameisen» ist den *Cremastogaster* nicht möglich, da diese infolge ihrer Nesteingänge unangreifbar sind.

Bei dem Zusammenleben von *Lasius lateralis* mit *Cremastogaster* ist das Zusammenleben noch inniger geworden: Die «Gastameisen» benützen regelmässig auf grosse Strecken hin die Wege ihrer «Wirte» und vermögen so auch zu Futterplätzen zu gelangen, die viele Meter

weit abliegen. Das Einschalten in die Wege von *Cremastogaster* wird ihnen dadurch leichter, dass sie sich infolge ihrer gleichen Färbung als schwer erkennbar erweisen: während die *Cremastogaster* eine *Colobopsis* verfolgen, mit der sie auf dem Wege zusammentrafen, lassen sie *Camponotus lateralis* unbehelligt, sobald diese nur etwas beiseite treten und so aus dem Dunstkreis kommen.

Bei den schon länger bekannten, weit innigeren Gastverhältnissen zwischen anderen Ameisen spielt das «Nichterkennen» oder «Nichterwischen» ja ebenfalls eine grosse Rolle; so z. B. bei dem Zusammenleben von der ja auch in Spanien weit verbreiteten *Solenopsis fugax* mit vielen verschiedenen Ameisen-Arten, wo die Gäste sich aber nicht mehr darauf beschränken, staatliche Einrichtungen in verhältnismässig harmloser Weise zu benützen, sondern sich an der Brut vergreifen und so zu wirklichen sozialen Parasiten werden.

C. ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE.

Die Ameisen-Fauna Spaniens setzt sich in den südlichen und mittleren Teilen zusammen aus mittelmeeerischen Formen. Es ist jedoch in weitem Masse ein Vordringen von afrikanischen Arten zu beobachten, und in geringerem Masse von solchen des Nordens. Die Verbreitungsgrenzen nordischer Formen decken sich den Beobachtungen nach in weitem Masse mit denen der Weisstanne *Abies pectinata* und der Rotbuche *Fagus silvatica*, die der südlichen Spezies mit den Grenzen der Agrumen (Orange, Zitrone) und des Oelbaumes (*Olea europaea*). Wie Abb. 1 zeigt, laufen diese Grenzen im Osten zwischen Meer und den Pyrenäen beinahe zusammen, sodass sich auf der Linie Barcelona-Ripoll ein Querschnitt durch die Ameisenfauna (mit Ausnahme einiger afrikanischer Formen) ergab.

Am Rande der Pyrenäen konnte sehr schön das Zusammentreffen südlicher-mediterraner und nördlich-antarctischer Ameisen-Arten beobachtet werden.

Iridomyrmex humilis Mayr ist auch in Spanien in Ausbreitung begriffen; jedoch sind noch nicht alle Orte der Costa Brava besiedelt. Die Ausbreitung dieser südamerikanischen Ameise wird begünstigt durch manche biologische Eigentümlichkeiten, wie Vielzahl der Königinnen, Wanderlust, Abspaltung von Kolonien, Anpassung an fast alle Biotope, solange nur genügende Wärme vorhanden; weiterhin durch Angriffslust, geschickte Kampftechnik gegenüber Artfremden und Duldsamkeit gegen Artgenossen.

Die Arbeitsaufnahme konnte zu Beginn des Frühljahrs insbesondere bei *Messor*-Arten gut beobachtet werden (Tabelle I u. II), und ebenso die Arbeitsverteilung. Im Aussendienst (Erkunden, Sammeln) herrschen Grosstiere, im Innendienst (Bauarbeit, Pflege) kleine Arbeiter vor. Neben dieser Arbeitsverteilung auf Grund der Grösse gibt es aber auch noch eine solche auf Grund des Alters (= Arbeitskette). Beide Prinzipien kombinieren sich.

Die Entstehung der verschiedenen Arbeiter-Kasten (Giganten, Soldaten, Zwerge) ist durch bestimmte eiweisshaltige Ernährung der Larven zu ganz bestimmter Zeit bedingt; die Larven müssen auch zur kritischen Periode ungestört fressen können, um extrem grosse Arbeiter hervorzubringen (Abb. 3). Durch verschiedenes Futter sowie grössere oder geringere Störung beim Fressen ergibt sich der Polymorphismus der Arbeiter (Abb. 4, 5). Es gelang jetzt auch extrem grosse und extrem kleine Männchen bei ein und derselben Art (*Solenopsis fugax*) zu finden (Abb. 7), und ebenso Weibchen verschiedenster Grösse zu züchten. Die Grösse der Tiere wird auch durch klimatische Bedingungen beeinflusst; alle Kasten sind im allgemeinen bei kühleren Temperaturen kleiner (Abb. 5 und Abb. 6 sowie Tabelle III).

Bei *Cremastogaster scutellaris* Ol. sowie verschiedenen *Camponotus* und *Aphaenogaster*-Arten wurden eierlegende Arbeiter beobachtet, deren Larven zu Arbeitern heranwuchsen. Dies ist wohl auf Begattung der Arbeiter zurückzuführen; jedenfalls wurde ein Grossarbeiter von *Camponotus lateralis* Ol. in einem Kunstnest in Copula mit einem Männchen gefunden.

Messor-Arten schneiden beim Körnersammeln gelegentlich Pflanzenteile ab und schleppen sie zum Nest; in Blanes wurden aber auch *Aphaenogaster testaceo-pilosa* Luc. beim Transport frischer Blätter beobachtet (Abb. 9). Sie konnten sogar zum Schneiden von Rosenblättern gebracht werden (Abb. 8), und verhielten sich demnach ganz ähnlich wie Attinen.

Zwischen manchen, gleiche Biotope bewohnenden, Ameisen-Gattungen bestehen oft überraschende Aehnlichkeiten im Aussehen oder im Benehmen, so z. B. zwischen *Messor* und *Aphaenogaster* auf der einen und *Camponotus* auf der anderen Seite. Am auffallendsten ist dies zwischen Kleinarbeitern von *Camponotus lateralis* Ol. und *Cremastogaster scutellaris* Ol.

Eigenartige Beziehungen liessen sich zwischen *Cremastogaster scutellaris* Ol. und *Camponotus (Colobopsis) truncatus* Spin. feststellen: Die *Colobopsis* benutzen die Duftspuren der *Cremastogaster*-

Wege als Orientierungsmarken (Abb. 11), aber nur, wenn sie dieselben schon kennen (Abb. 12). Sie werden von den *Cremastogaster* verjagt, wenn sie in ihre Nähe kommen. *Camponotus lateralis* Ol. benutzt die *Cremastogaster* Spuren in noch ausgedehnterem Masse, und zwar auch dann, wenn sie nicht zu deren Futterquelle führen; da sie den *Cremastogaster* in Färbung gleichen, werden sie nicht bemerkt.

Durch eine Reihe von Versuchen gelang es, das Zustandekommen dieser eigenartigen Gastverhältnisse zu klären: Die *Camponotus lateralis*, welche sich auf ihren Wegen nach den verschiedensten Merkmalen orientieren (Abb. 13/14), benutzen auch künstlich mit Ameisensäure oder Formol hergestellte Spuren als Kennzeichen für ihre Wege (Abb. 15/16), sobald sie gemerkt haben, dass sie mit ihnen zum Futter oder zum Nest gelangen. Sie folgen der Spur auch nach künstlicher Drehung und Verschiebung (Abb. 15), sowie neuen Spuren auf neuem Papier (Abb. 16).

RESUMEN.

La fauna de hormigas de España, en las regiones del sur y del centro, se compone casi exclusivamente de formas mediterráneas, aunque pueden observarse penetraciones, en gran número, de especies africanas, y en menor cantidad de otras nórdicas. Según mis observaciones, los límites de extensión de las formas nórdicas coinciden bastante con los de *Abies pectinata* y *Fagus silvatica*, y los de las especies del sur, con los del naranjo, limonero y olivo. Estos límites (fig. 1) casi se unen en el E., entre el mar y los Pirineos, formando una línea entre Barcelona y Ripoll que constituye un corte transversal de la fauna de los formícidos, con excepción de algunas formas africanas.

En el borde de los Pirineos pudo ser perfectamente observado el encuentro de las especies de hormigas mediterráneas con las nórdicas.

Iridomyrmex humilis Mayr comienza también en España a expansionarse, sin que haya llegado de momento a invadir toda la Costa Brava. La expansión de esta hormiga sudamericana está favorecida por varias particularidades biológicas, tales como el gran número de reinas, ganas de caminar, partición de colonias, adaptación a casi todas las condiciones biológicas en tanto que haya suficiente temperatura; finalmente, la afición al ataque, técnica hábil en la lucha frente a individuos de especies extrañas y tolerancia con los individuos de su misma especie.

Al principio de la primavera pudo observarse bien las primeras actividades de trabajo, principalmente en las especies *Messor* (tablas I y II), así como la repartición del mismo. En el trabajo exterior (patrulla, recolección) dominan los ejemplares grandes; en el interior (construcción, cuidado), las pequeñas obreras. Al lado de esta distribución del trabajo a base del tamaño, existe otra fundamentada en la edad (cadena de trabajo). Esta dos distribuciones se combinan.

El origen de las distintas castas de obreras (gigantes, soldados, enanos) se debe a cierta alimentación rica en albúmina que ingieren las larvas en determinada época; en este período crítico es preciso también que las larvas se alimenten tranquilamente, con objeto de poder producir obreras de gran tamaño (fig. 3). Mediante una alimentación diferente combinada con un hostigamiento de las larvas mientras se alimentan, se logra obtener el polimorfismo de las obreras (figs. 4 y 5). Actualmente se han encontrado en *Solenopsis fugax* (fig. 7) machos extraordinariamente grandes y extraordinariamente pequeños, habiéndose conseguido criar hembras de distintos tamaños, en lo que ejerce también una gran influencia las circunstancias climatológicas; todas las castas alcanzan tamaños más reducidos en temperaturas más bajas (figs. 5 y 6, tabla III).

En *Cremastogaster scutellaris* Ol., así como en varias especies de *Camponotus* y *Aphaenogaster*, fueron observadas obreras que ponen huevos cuyas larvas se transforman en individuos de esta misma clase. Esto proviene de la fecundación de éstas. Una obrera grande de *Camponotus lateralis* Ol. fué encontrada en un nido artificial en cópula con un macho.

Las especies de *Messor*, al recolectar granos, cortan a veces partes de las plantas y las arrastran al nido, y en Blanes se observaron *Aphaenogaster testaceo-pilosa* Luc. transportando hojas frescas (fig. 9); también se las ha utilizado para cortar hojas de rosal (fig. 8), comportándose en esto de manera muy semejante a los atinos.

Entre algunos géneros de hormigas que habitan en las mismas condiciones biológicas, existen a menudo asombrosas semejanzas en el aspecto y conducta; así sucede, por ejemplo, entre *Messor*, *Aphaenogaster* y *Camponotus*. De forma más llamativa existe esta semejanza entre las pequeñas obreras de *Camponotus lateralis* Ol. y *Cremastogaster scutellaris* Ol.

Han podido establecerse relaciones especiales entre *Cremastogaster scutellaris* Ol. y *Camponotus truncatus* Spin.: los *Camponotus* usan

las huellas olorosas de los *Cremastogaster* como punto de orientación (fig. 11), pero únicamente cuando ya las conocen. *Camponotus lateralis* Ol. utiliza aún más las huellas de *Cremastogaster*, aunque no conduzcan a los lugares de alimentación.

Por medio de una serie de experimentos se logró aclarar el fenómeno de estas extrañas condiciones de hospedaje: *Camponotus lateralis*, que se orienta en sus caminos por las más diversas señales, usa también (figs. 13 y 14) huellas producidas artificialmente con ácido fórmico o formol, en cuanto se dan cuenta de que ellas conducen al alimento o al nido, siguiendo también las huellas artificiales que tuercen o cambian la dirección, así como nuevas huellas en nuevo papel.

ANGEFÜHRTE LITERATUR.

(weitere Schriften s. b. Goetsch 1940 und Stitz 1939).

- 1) BARCELÓ Y COMBIS, FR.
1879-81. *Flora de las Islas Baleares*. Palma.
- 2) BENLLOCH, M.
1934. Plagas del campo: La lucha contra las hormigas. *Agricultura*.
- 3) BENLLOCH, M.
1940. *La lucha contra las hormigas*. Hojas div. Núm. 50. Dir. Gral. de Agricultura. Madrid.
- 3 a) BOVERI, M.
1936. *Weltgeschehen am Mittelmeer*. Leipzig, Berlin.
- 4) CADEVELL Y DIARS, J.
1915. *Flora de Catalunya* (6. Bd.). Barcelona.
- 4 a) CASPERS, H.
1941. Die Landfauna der Insel Helgoland. *Zoogeographica*, 4.
- 4 b) COSTA, A. C.
1877. *Introducción a la Flora de Cataluña*. Barcelona.
- 4 c) EIDMANN, H.
1926. Die Ameisenfauna der Balearen. *Zeitsch. f. Morph. u. Oekol.*, 6.
- 5) EIDMANN, H.
1935. Zur Kenntnis der Blattschneider-Ameisen *Atta sexdens*. *Z. angew. Ent.*, 22.

- 6) EIDMANN, H.
1936. Oekologisch-faunistische Studien an südamerikanischen Ameisen
Arb. angew. Ent., 3.
- 6 a) EIDMANN, H.
1941. Zur Kenntnis von *Cremastogaster impressa*. *Zool. Anz.*, 136.
- 7) EMERY, C.
1908. Le Formiche e gli Alberi in Italia. *Promontibus*.
- 8) EMERY, C.
1910, 1911, 1912, 1921, 1925. Formicidae. In Wytsman. *Genera Insectorum*,
102, 1910; 118, 1911; 137, 1912; 174, 1921; 183, 1925.
- 9) EMERY, C.
1914. Fauna Entomologica Italiana. I. *Hymenoptera formicidae*. *Boll. Soc.
Ent. Ital. Ann.*, 47, 80.
- 10) ESCHERICH, K.
1917. *Die Ameise*. 2. Aufl. Braunschweig.
- 11) FOREL, A.
1909. Fourmis d'Espagne. *Ann. Soc. Entomol. de Belgique*, 53.
- 12) FOREL, A.
1913. Fourmis de la faune méditerranéenne. *Rev. Suisse de Zoologie*, 21.
- 13) FOREL, A.
1921-23. Le monde social des fourmis. *Genf*.
- 14) FRISCH, K. v.
1941. *Aus dem Leben der Bienen*. III. Aufl. Berlin.
- 14 a) FREUDENSTEIN, K.
1938. *Lehrbuch d. Bienenkunde*.
- 15) GÖSSWALD, K.
1932. Oekologische Studien über die Ameisenfauna des mittleren Main-
gebietes. *Z. wiss. Zool.*, 142.
- 15 a) GÖSSWALD, K.
1933. Weitere Unters. über die Biologie von *Epimyrma gösswaldi*. *Z. wiss.
Zool.*, 144.
- 16) GOETSCH, W.
1928-1930. Beiträge zur Biologie körnersammelnder Ameisen. I-II.
Z. Morphol. u. Oekol., 10, 1928 u. 16, 1930.

- 17) GOETSCH, W.
1933. *Formicidae chilensis*. Bol. Soc. Biol. Concepción, 7.
- 17 a) GOETSCH, W.
1934. Untersuchungen über die Zusammenarbeit im Ameisen-Staat. Z. Morph. u. Oekol., 28.
- 18) GOETSCH, W.
1936-37. *Formicidae mediterraneae*, I, II. Publ. Staz. Zool. Napoli, 15/16.
- 19) GOETSCH, W.
1937. *Die Staaten der Ameisen*. Berlin.
- 19 a) GOETSCH, W.
1937. *Ameisen-Staaten*. Breslau.
- 20) GOETSCH, W.
1939. Die Staaten argentinischer Blattschneider-Ameisen. *Zoologica*.
- 21) GOETSCH, W.
1940. *Vergleichende Biologie der Insekten-Staaten*. Leipzig (hier. Literatur bis 1939).
- 22) GOETSCH, W. u. GRÜGER, R.
1942. Pilzzucht und Pilznahrung. *Biologie Generalis* (im Druck).
- 23) KRAUSE, A.
1913. Ueber Beschädigungen der Korkeiche durch *Cremastogaster scutellaris*. Arch. Naturg., Bd. 79.
- 24) KRAUSE, A.
1929. *Ameisenkunde*. Stuttgart.
- 25) LOMNICKI, J.
1925. Une contribution à la connaissance de la faune des Fourmis des îles Balears. *Polsk. Prim. Entom.*, 4.
- 26) MACEIRA GARCÍA.
1904. Schädliche Insekten auf Korkeichen in Extremadura und Altkastilien. Ref. Allg. Forst. u. Jagd. Ztg., S. 397.
- 27) MARET, L.
1925. *Les fleurs de la côte d'Azur*. Paris.
- 28) MENOZZI, C.
1926. Zur Kenntnis der Ameisenfauna der Balearen. Zool. Anz., 66.

- 29) NEWELL u. BABBER.
1913. The Argentine Ant. *Bull. U. S. Dep. Agr.*, 122.
- 30) QUATRECASAS, J.
1934. *Observaciones geobotánicas en Colombia*. Madrid.
- 31) RÖSZLER, P.
1941. Die Biologie der Diebsameise *Solenopsis fugax*. *Biol. Zentral Bl.*, 61.
- 32) SANSTCHI, F.
1925. Fourmis d'Espagne et autres espèces paléarctiques. *Eos*, 1.
- 33) STITZ, H.
1917. Die Beziehungen der Ameisen zum Menschen und ihre wirtschaftliche Bedeutung. *Z. angew. Entom.*, 4.
- 34) STITZ, H.
1939. Ameisen oder *Formicidae*. *Tierwelt Deutschlands*, 37. Jena (hier Literatur bis 1939).
- 35) STRASBURGER, E.
1904. *Streifzüge an der Riviera*. Jena.
- 35 a) WASMANN, E.
1905. Ameisenarbeiterinnen als Ersatzköniginnen. *Schweiz. Entomol. Ges.*, 11.
- 36) WHEELER, M. W.
1910. *Ants, their structure, development and behavior*. New-York.
- 37) WILLKOMM, M.
1876. *Spanien und die Balearen*. Berlin.

